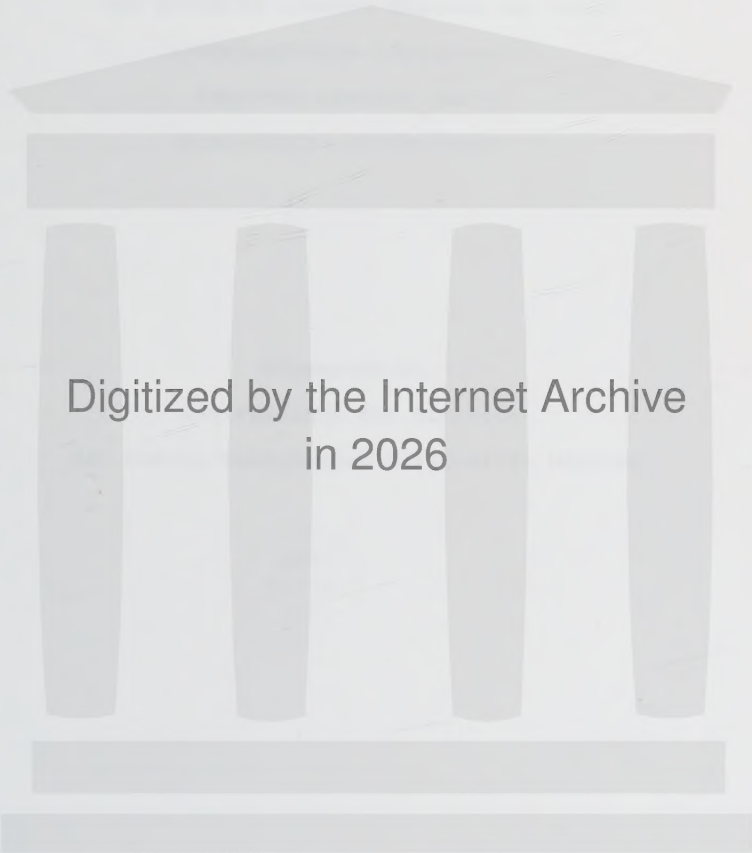


Feinstruktur der Komplexaugen
und Nachweis innerer Ozellen bei einer
ursprünglichen Dipterenart:
Psychoda cinerea BANKS
(Nematocera: Psychodidae)

Peter Seifert

1981



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548325_0029

Feinstruktur der Komplexaugen
und Nachweis innerer Ozellen bei einer
ursprünglichen Dipterenart:

Psychoda cinerea BANKS

(Nematocera: Psychodidae)

Dissertation
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München



vorgelegt von Peter Seifert aus Chemnitz

München, November 1981



1. Berichterstatter: Prof. Dr. U. Smola

2. Berichterstatter: Prof. Dr. R.A. Steinbrecht

Tag der mündlichen Prüfung: 18.12.1981

Das Äußere, das wir bestaunen,
Ist Spiegelbild der inn'ren Kraft.
Der Kosmos liegt uns stets vor Augen,
Weist uns den Geist, der alles schafft.

Herrn Prof. Dr. U. Smola am Zoologischen Institut der Universität München danke ich für die Anregung zu der Untersuchung und für seine freundliche Betreuung der Arbeit.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. R. Wetzstein an der Anatomischen Anstalt, Histologie, der Universität München, der mir durch seine großzügige und wohlwollende Unterstützung die Ausführung dieser Arbeit mit den technischen Möglichkeiten seines Instituts erst ermöglichte.

Den Kolleginnen und Kollegen des Histologischen Instituts danke ich sehr für ihre Freundlichkeit und große Hilfsbereitschaft.

Für die vielen interessanten und anregenden Diskussionen bin ich besonders den Herren Dr. H. Wunderer und Dr. Th. Heinzeller dankbar.

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	1
II. Material und Methoden	7
1. Lebendbeobachtung von Schmetterlings- mücken	7
2. Präparation	7
3. EM-Technik	7
4. Morphometrisches Verfahren	10
5. Adaptationsbedingungen	11
III. Ergebnisse	13
1. Äußere Beurteilung	13
1.1. Beschreibung der Komplexaugen (REM)	13
1.2. Kopfstellung	15
2. Elektronenmikroskopische Befunde (TEM)	18
2.1. Dioptrischer Apparat	18
2.2. Pigmentzellen	28
2.3. Retinulazellen und Rhabdombau zweier Ommatidientypen	38
2.3.1. Rezeptorbereich des A-Typ- Ommatidiums	38
2.3.1.1. Morphologische Grundlagen einer interommatidialen Ver- bindung	50
2.3.1.2. Rhabdomere, Aufbau und Fusionssysteme	55
2.3.2. Rezeptorbereich des B-Typs, Beschreibung der vom A-Typ abweichenden Merkmale	62
2.4. Lokalisierung der Ommatidientypen A und B im Komplexauge	68
2.5. Adaptationserscheinungen	74
2.5.1. Pigmentverschiebungen	74
2.5.2. Veränderungen von Größe und Position des Rhabdoms	80

3. Nachweis von vier internen Ozellen	84
3.1. Die Lage der Ozellen	84
3.2. Zur Morphologie der Ozellen	86
3.2.1. Interner Ocellus I	86
3.2.2. Interner Ocellus II	90
IV. Diskussion	94
1. Vergleichend morphologische Betrachtung	94
1.1. Die Rhabdomtypen von <i>Psychoda cinerea</i> und andere bekannte Dipterenrhabdome	94
1.2. Phylogenetische Aspekte der Rhabdomentwicklung bei Dipteren	99
2. Zur Funktionsmorphologie der untersuchten Ommatidien	113
2.1. Funktionelle Aspekte bei retino-motorischen Vorgängen	113
2.2. Funktionelle Bedeutung des fusio-nierten Rhabdoms	117
2.3. Die Bedeutung der B-Typ-Ommatidien im ventralen Augenbereich	118
2.4. Morphologische Differenzierungen der A- und B-Typ-Ommatidien	121
3. Subepidermale Ozellen bei Insekten	128
V. Zusammenfassung	132
VI. Literaturverzeichnis	135

I. Einleitung

Schon im vergangenen Jahrhundert reizten Insektenaugen die Forscherneugier, und so liegen aus dieser Zeit zahlreiche Beschreibungen und mancherlei Deutungen über die Funktion von Facettenaugen vor. Den umfassenden lichtmikroskopischen Pionierarbeiten um die Jahrhundertwende (z.B. Exner 1891, Hesse 1901, Phillips 1905) folgten im Laufe der Jahre eine große Anzahl von Untersuchungen, in denen die Augen vieler Insektenarten verschiedener Ordnungen beschrieben wurden. Einen neuen Aufschwung erfuhr diese Forschung, als mit neuen Mitteln die Feinstruktur erfaßbarer wurde und gleichzeitig physiologische Daten gewonnen werden konnten. Elektronenmikroskopie und Elektrophysiologie lieferten Befunde (Fernández-Morán 1956, Autrum und Stumpf 1950), die nicht nur belegten, was aus Verhaltensexperimenten zu folgern war (v. Frisch 1914, 1949, 1965), sondern sie offenbarten visuelle Hochleistungssysteme in relativ kleinen und damit überschaubareren Lebewesen, die sich für die biologische Grundlagenforschung als willkommene Untersuchungsobjekte, insbesondere für kybernetische Fragestellungen erweisen sollten (Reichardt 1970, Kirschfeld 1971, Lillywhite 1980). So wurden die Komplexaugen, als die perzipierenden Apparate eines Informationssystems, besonders in den letzten Jahrzehnten vom morphologisch reizvollen Forschungsgegenstand, erstmalig beschrieben bereits im Jahre 1644 von Hodierna (nach Seitz 1971), zum Teil eines biologischen Modells, an dem der Weg vom Reizeingang bis zu seiner Beantwortung analysiert werden soll. Die meisten neueren Befunde, bei denen

physiologische und morphologische Daten zusammenspielen, wurden an Hymenopteren und an Dipteren gewonnen (Übersichten bei: Trujillo-Cenóz 1972, Goldsmith und Bernard 1974, Wehner 1976, Waterman 1981). Bei Hymenopteren fand man bisher stets Ommatidien mit fusioniertem Rhabdom (Goldsmith 1962, Perrelet 1970, Menzel 1972, Wachman et al. 1973, Menzel und Blakers 1975, Ribi 1978), bei Dipteren mit gleicher Einheitlichkeit offene Rhabdome in den Unterordnungen Brachycera und Cyclorrapha (Danneel und Zeutzel 1957, Trujillo-Cenóz und Melamed 1966, Seitz 1970, Boschek 1971, Trujillo-Cenóz und Bernard 1972).

In der weniger untersuchten Unterordnung Nematocera fand man abweichend davon erst in neuerer Zeit ringförmige Rhabdome mit zwar prinzipiell gleichen Lagebeziehungen der Retinulazellen zueinander wie in den anderen Dipterenunterordnungen, jedoch auch bemerkenswerte Unterschiede hinsichtlich der Rhabdomerkontakte der Retinulazellen. So wurden durchwegs offene Rhabdome bei *Bibio marci* beschrieben (Altner und Burkhardt 1981). Erstmals geschlossene Rhabdome bei Dipteren fand Brammer (1970) überraschenderweise bei *Aedes aegypti*. In zwei Familien mit ebenfalls zirkulär angeordneten Retinulazellen, *Arachnocampa luminosa* und *Ptilogyna spectabilis* beobachteten Meyer-Rochow und Waldvogel (1979) bzw. Williams (1980) einen kleineren distalen Anteil des Rhabdoms mit fusionierten Rhabdomeren, während der weitaus größere Teil des Rhabdoms offen ist. Sollte hier eine Entwicklungstendenz vom geschlossenen zum offenen Rhabdom sichtbar werden?

Im Hinblick darauf und auf die Tatsache, daß die Ommatidien ein und desselben Komplexauges funktionelle Verschiedenheiten zeigen können, die auch morphologisch zum Ausdruck kommen (Trujillo-Cenóz und Bernard 1972, Wehner et al. 1975, Smola 1977, Kirschfeld et al. 1978, Räber 1979, Smola und Meffert 1979, Smola und Tscharnatke 1979, Sommer 1979, Franceschini et al. 1981, Wunderer 1981, Smola und Wunderer 1981 b), sollte in der vorliegenden Arbeit das Komplexauge einer Dipterenart untersucht werden, die zwei Kriterien erfüllt. So sollte es sich erstens um eine Art mit ursprünglichen Merkmalen handeln. Dabei interessierte die Frage nach dem Ommatidienbauplan eines phylogenetisch alt einstufigen Insekts der Ordnung Diptera, besonders Anordnung und mögliche Verdrillung (Twisten) der Rhabdomere. Bei allen bisher darauf untersuchten Dipterenarten konnte ein Twisten der Rhabdomere festgestellt werden (Smola 1977, Smola und Tscharnatke 1979, Williams und Blest 1980, Altner und Burkhardt 1981, Smola und Wunderer 1981 a, Williams 1981).

Zweitens sollte die zu untersuchende Art klein genug sein, um nach der Feinstrukturanalyse des Komplexauges sämtliche Ommatidien beurteilen und in eine Augenkarte eintragen zu können.

Für die Untersuchung wurde eine Schmetterlingsmückenart (Psychodidae) gewählt: *Psychoda cinerea* BANKS.

Der Psychodidenstammbaum ist zweifellos einer der unteren Äste des Dipterenstammbaumes. Die ältesten Psychodidenfun-

de stammen aus dem Bernstein des Libanon und werden in die untere Kreide (Neokom) datiert (Hennig 1972). Die Unterfamilie Psychodinae, zu der Psychoda zu rechnen ist, wurde im Baltischen Bernstein gefunden und ist somit spätestens in der Kreidezeit präsent (Hennig 1972). Als ursprüngliche Dipterenmerkmale seien die 16-gliedrigen Antennen und das Flügelgeäder genannt. Hennig schreibt dazu, daß die Psychodomorpha im Grundplan des Flügelgeäders ursprünglicher als alle anderen Diptereengruppen seien (Hennig 1973).

Damit erfüllt Psychoda cinerea die gestellte Forderung zur vergleichenden Untersuchung der Rhabdome.

Auch zur Anlage einer Augenkarte ist sie gut geeignet.

Das kleine Komplexauge von Psychoda cinerea mit nur ca.

104-124 Ommatidien rückte eine Kartierung des gesamten Auges in den Bereich des Möglichen.

Aus der artenreichen Dipterenfamilie der Psychodiden lagen bisher weder licht- noch elektronenmikroskopische Augenuntersuchungen vor. Das mag damit zu begründen sein, daß Lichtmikroskopie an Psychodidenaugen auf Grund deren geringen Größe wenig ergiebig ist, wie aus eigenen Erfahrungen bestätigt werden kann. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an diesem Objekt erfordern ebenfalls auf Grund der Winzigkeit der Psychodiden einen höheren methodisch-präparativen Aufwand als größere Insekten. Andererseits führte diese versteckt lebende Insektenfamilie auch in der Wissenschaft ein Schattendasein; über ein Drittel der etwa 300 bis jetzt bekannten europäischen Arten wurden erst zwischen 1968 und 1978 bestimmt (Wagner 1978 a).

Die Systematik der Psychodiden befindet sich in Neubearbeitung (Vaillant 1971-1981). Erkenntnisse über ökologische und medizinische Bedeutung dieser Gruppe nehmen zu. Psychodiden sind zum Beispiel Gewässerindikatoren (Wagner 1978 b). Viele Arten der Unterfamilie Phlebotominae sind Seuchenüberträger (Kalar-Azar, Orientbeule, Leishmaniosen u.a.) und Verursacher von Dermatosen (Szabo 1964 nach Wagner 1979).

Im Gegensatz zu vielen anderen Dipteren, sind Psychodiden nach übereinstimmender Meinung aller Autoren mit nur einer Art von Lichtsinnesorganen ausgestattet, den Komplexaugen, während ihnen Ozellen fehlen (Meigen 1818, Meigen 1830, Jung 1956, Brohmer 1971, Hennig 1973, Vaillant 1971-1981). Im Verlauf der vorliegenden Untersuchung wurden bei *Psychoda cinerea* subepidermale Ozellen gefunden.

Äußerlich verborgene Ozellen sind bei Insekten nicht unbekannt. Schon in einer frühen lichtmikroskopischen Studie wird über innere Ozellen verschiedener Ameisenarten berichtet, die allerdings als zurückgebildet angesehen wurden (Caesar 1913) und deren Funktionstüchtigkeit auf Grund der darüberliegenden undurchsichtigen Kutikula zweifelhaft erscheint (Goodman 1980). Einen internen Ozellus beschrieb Eaton (1971) von Schwärmern, und Goodman (1980) verweist auf weitere Schmetterlinge mit "anormalen" inneren Ozellen. Eine ausführliche Untersuchung von Collembolenozellen legte Paulus (1972 und 1973) vor. Bei allen untersuchten Collembolenarten lagen die Ozellen subepithelial und hatten keinen dioptrischen Apparat ausgebildet.

So stellen die Ozellen bei *Psychoda cinerea* in Bezug auf ihre Lage unter dem Integument zwar keine Ausnahme dar, wohl aber in Hinsicht auf ihre Anzahl innerhalb der Dipteren und besonders auf deren Position, die bisher so oder annäherungsweise in keiner Insektengruppe beobachtet wurde. Eine Lagebeschreibung dieser Ozellen und erste Befunde über ihren Bau werden in dieser Arbeit mit vorgelegt.

II. Material und Methoden

1. Lebendbeobachtung

Um Informationen über die normale Kopfhaltung der untersuchten Psychodiden zu erhalten, wurden die Insekten mit Kleinbildkamera und entsprechenden Vergrößerungseinrichtungen in ihrer natürlichen Umgebung als auch in Glasboxen (1 cm x 1 cm x 0,5 cm) beobachtet und photographiert.

2. Präparation

Wildfänge der Schmetterlingsmücke *Psychoda cinerea* BANKS* wurden im Thoraxbereich zerteilt und über Eis 20 min. vorfixiert (siehe Fixation) und anschließend in gekühltem Phosphatpuffer pH 7,4 nach Sörensen präpariert. Von den sehr kleinen Köpfen, Kopflänge mal Breite mal Höhe beträgt ca. 0,3 mm x 0,3 mm x 0,1 mm, wurden Antennen und Mundwerkzeuge entfernt. Die Perforation der Kopfkapsel außerhalb der Komplexaugen erfolgte mit Wolframdrahtnadeln, die zu diesem Zweck, wie von Ribí (1979) beschrieben, in NaOH auf einen Spitzendurchmesser von ca. 10 µm geätzt wurden.

3. EM-Technik

Fixation:

Die präparierten Köpfe erwiesen sich als schwer penetrierbar. Verschiedene Fixierlösungen mit variierenden Konzentrationen, Puffern, Temperaturen und Fixierzeiten wurden zunächst erprobt: Glutaraldehyd, OsO₄, Paraformaldehyd und Glutaraldehyd (Glauert 1975, Trujillo-Cenóz

*Die Art bestimmte dankenswerterweise Herr Dr. R. Wagner (Limnologische Flußstation des Max-Planck-Institutes für Limnologie in Schlitz).

und Melamed 1978, Ribí 1976 und 1978), Cacodylatpuffer, Phosphatpuffer nach Millonig bzw. Sörensen (Glauert 1975). Gute Fixierungen waren mit einem Gemisch aus Glutaraldehyd und Paraformaldehyd (Karnowsky 1965) in Sörensenpuffer mit 0,01% MgCl_2 ohne Glucosezusatz zu erzielen, wenn Temperaturen zwischen 1°C - 4°C eingehalten wurden. Die Fixierzeiten mußten bis auf 12 Stunden verlängert werden. Zur Nachfixierung diente gepuffertes 2%iges OsO_4 gekühlt 2 Stunden. Gespült wurde mit Phosphatpuffer nach Sörensen pH 7,4. (Mit anderen Pufferlösungen, Cacodylat und Millonig, zeigte sich keine bessere Membranerhaltung).

Die Entwässerung erfolgte in Äthanol.

Einbettung:

Auch das Einbettungsmedium mußte auf das kleine Untersuchungsobjekt abgestimmt werden. So eigneten sich Araldit und Durcupan zwar besser als Epon, aber befriedigende Ergebnisse brachte das dünnflüssigere ERL (Spurr 1969). Die Verdünnungsstufen Äthanol/ERL wurden von 2 auf 4 erweitert. Nach der Polymerisation des Einbettungsgemisches (8 Stunden bei 70°C) bestand zumindest eine teilweise Verbindung zwischen Gewebe und umschließendem Medium. Bei der Verwendung einer Trimmfräse kann das Problem der mangelnden Haftung zwischen Kulikula und Einbettungsmittel weiter verringert werden, weil dann schwache Verbindungsstellen beim behutsamen Trimmen keinen zu großen Spannungen ausgesetzt sind und erhalten bleiben (Steinbrecht, mündliche Mitteilung). In ERL eingebettetes Gewebe ist weniger gut kon-

trastierbar. Dem stehen Vorteile wie Dünnschichtigkeit, direkter Übergang von Äthanol in Einbettungsmedium, kürzere und stufenlose Polymerisationszeit gegenüber. Wegen seiner hohen Toxizität sollte ERL nur bedingt verwendet werden (Ribi, mündliche Mitteilung).

Schneiden:

Ultradünne Serien durch die gesamten Köpfe wurden mit Glasmessern geschnitten - später im Verlauf der Arbeit stand dafür ein Diamantmesser zur Verfügung. (Ultramikrotom LKB III bzw. Reichert Om U3). Die Schnittbänder wurden auf Formvarfolien angetrocknet.

Semidünnschnitte wurden zur Ermittlung der Lagebeziehungen zwischen den internen Ozellen und den sie umgebenden Strukturen angefertigt.

Kontrastierung:

Doppelkontrastierung mit Uranylacetat und Bleicitrat nach der von Thaete (1979) beschriebenen Technik, jedoch modifiziert für im Handel erhältliche Teile. Wie schon erwähnt ist in ERL eingebettetes Gewebe weniger gut kontrastierbar. Der 4%igen doppelt gefilterten Uranylacetatlösung wurden 10% Äthanol zugegeben. Die Kontrastierzeit betrug mindestens 1 Stunde bei 60°C im Wärmeschrank. Mit leicht erwärmter Bleizitratlösung nach Venable und Coggeshall (1965) wurde 3-5 Minuten gegenkontrastiert.

Transmissionselektronenmikroskopie (TEM):

Zeiss EM 10

Rasterelektronenmikroskopie (REM):

Cambridge Stereoscan MK II

4. Morphometrisches Verfahren

Um genauere Daten über Pigmentverteilung, Mikrovillistreichrichtungen, Zellgrößen und Mikrovillilängen zu gewinnen, wurden EM-Bilder morphometrisch ausgewertet. Durch die zu vermessenden Ommatidien wurden senkrecht zur optischen Achse Profile in geeigneten Höhen ausgewählt und die entsprechenden Schnitte photographiert. Nach Korrektur der Vergrößerung konnten die EM-Bilder mit dem Videoplan Meßsystem (Firma Kontron) ausgewertet werden. Dazu wurden die zu messenden Strukturen auf dem Meßtablett zur Flächenermittlung mit einem Auswertestift umfahren, wobei die geometrischen Kennwerte erfaßt und im Bedarfsfall gespeichert wurden. Zur Darstellung der Twistkurven bezieht sich die Streichrichtung der Mikrovilli auf eine x-Achse, die durch die jeweils am weitesten zentral liegenden Berührungspunkte der Retinulazellen 6 und 1, sowie 3 und 4 gelegt wurde. Gemessen wurden die Mikrovilli über die gesamte Rhabdomerbreite. Neben der mittleren Mikrovillirichtung wurde deren Divergenz pro Rhabdomer und auch deren mittlere Länge bestimmt. Die erfaßten Meßdaten werden vom Videoplan automatisch verarbeitet und konnten als Histogramme ausgedruckt werden.

5. Adaptationsbedingungen

Um auftretende Pigmentverschiebungen und andere Adaptationsmechanismen erkennen zu können, wurden die Insekten vor der Präparation unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen gehalten. Dabei ging es um den Nachweis solcher Vorgänge und nicht um spezielle Vergleiche unterschiedlich adaptierter Ommatidien unter definierten Adaptationsbedingungen. Für letztgenannte Experimente erschienen die zu untersuchenden Schmetterlingsmücken als wenig geeignet, da deren wulstförmige Augen zu stark gekrümmt und damit eine gleichmäßige Adaptation aller Ommatidien kaum möglich ist. Zudem entzieht sich der winzige Kopf einer kontrollierten Beobachtung. Er ruht unter dem Thorax und kann dort von Extremitäten und durch die dichte Behaarung völlig verdeckt sein. Ohne optische Hilfsmittel ist er in dieser Lage nicht zu sehen. Durch die Kleinheit des Kopfes ist auch eine Dekapitation nicht sinnvoll. Adaptationsversuche mit Licht definierter Wellenlängen wurden aus diesen Gründen nicht gemacht. Die 4 Stunden in Dämmerlicht oder 2 Stunden in hellem Tageslicht gehaltenen Tiere wurden im Hinblick auf horizontale und vertikale Pigmentverschiebungen morphometrisch untersucht, wobei der Vergleich der im selben Ommatidium zusammengefaßten Retinulazellen von besonderem Interesse war.

5 Stunden im Dunklen gehaltene Tiere wurden im Dunklen gekühlt vorfixiert und nach einer Stunde bei möglichst

schwachem Licht präpariert. Hier erwies sich die Winzigkeit der Insektenköpfe als weiteres Hindernis, weil das zur Präparation unbedingt erforderliche Licht noch zu hoch war. Dem wurde durch die einstündige Vorfixierung der unpräparierten Köpfe begegnet. Das hatte wiederum eine mangelhafte Gewebserhaltung zur Folge. Bei den dunkel adaptierten Insekten wurden deshalb lediglich die Rhabdomerflächen mit denen der hell adaptierten Tiere verglichen. Die Rhabdome sind, wie aus den Arbeiten von Trujillo-Cenóz (1972) und Smola und Wunderer (1981 c) hervorgeht, und aus eigenen Beobachtungen bestätigt werden kann, im Vergleich zu anderen Zellbestandteilen relativ stabile Strukturen, so daß sie auch dann zu morphometrischen Vergleichen herangezogen werden konnten, wenn das Gewebe ansonsten weniger gut fixiert war.

III. Ergebnisse

1. Äußere Beurteilung

1.1. Beschreibung der Komplexaugen (REM)

Die Komplexaugen von *Psychoda cinerea* haben die Form schmaler Wülste seitlich des Kopfes, die nach dorsal die Antennenwurzeln umfassen und über ihnen, im Bereich der Stirn, Augenbrücken bilden. Deren Abstand voneinander entspricht etwa eineinhalb bis zwei Facettendurchmessern von ca. 30-45 μm (Abb. 1). In diesem Bereich sind die Komplexaugen flach, während sie lateral und rostralwärts stark gewölbt sind (Abb. 2). So sind auch die aus EM-Bildern ermittelten Divergenzwinkel $\Delta\psi$ zwischen den optischen Achsen benachbarter Ommatidien recht unterschiedlich, die ermittelten Maxima betragen 190° . Die Anzahl der ausgezählten Ommatidien pro Facettenauge liegt bei etwa 104 bei Weibchen und bei bis zu 124 bei Männchen.

Die Ommatidien sind in Augenbögen angeordnet. Im schmalsten Teil - das ist der Bereich der Augenbrücke - ist das Auge vier Facettenreihen breit. Der breiteste Bereich umfaßt sieben Augenbögen. Alle Augenbögen sind durchlaufend und zeigten bei allen untersuchten Tieren keine Unregelmäßigkeiten, wie sie bei kalottenähnlichen Komplexaugen anderer Insekten oft auftreten (Calliphora: Gemperlein 1969. Apis: Skrzybek und Skrzybek 1971). Abbildung 3 zeigt zum Vergleich unre-

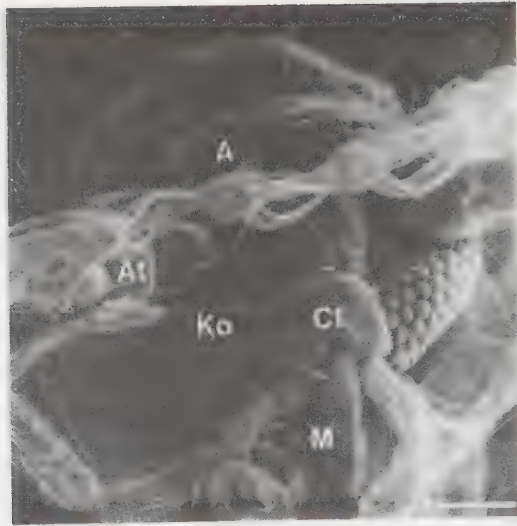


Abb.1: Kopf der Schmetterlingsmücke *Psychoda cinerea* BANKS, ♂. A = Augenbrücke, At = Antenne, Cl = Clypeus, Ko = Komplexauge, M = Mundwerkzeuge. (Maßbalken 0,1 mm).

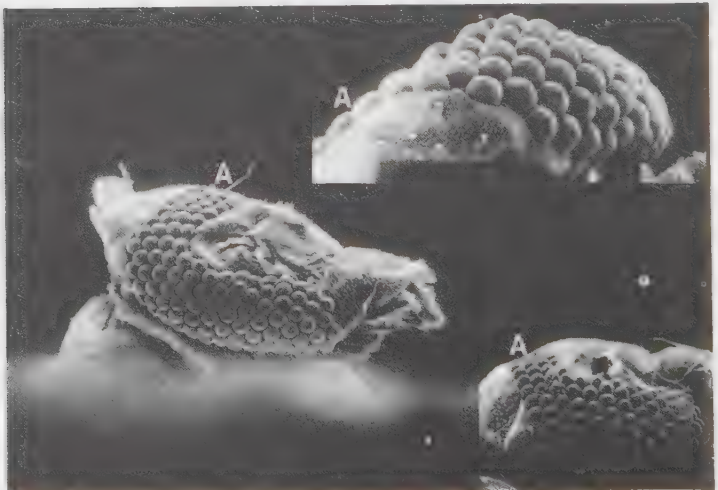


Abb.2: Rechtes Komplexauge aus unterschiedlichen Ansichten, ♀. Antennen und Mundwerkzeuge wurden entfernt. A = Augenbrücke.

gelmäßig verlaufende Ommatidienreihen bei *Ephestia kuehniella* und *Ptinus spec.*, wie sie auch bei vielen anderen Insektenarten gefunden werden. Bei *Psychoda* kann jedes Ommatidium problemlos mit der von Gemperlein (1969) vorgeschlagenen Methode durch Koordinaten erfaßt werden. Das in der zweidimensionalen Darstellung sichelförmige Auge kann dabei so verstanden werden, daß sich ventrale und dorsale Augenbögen über eine ommenfreie Zone des Kopfes fortsetzen (Abb. 4a,b). Besonders deutlich wird das durch eine weitere Augenbogenrichtung (Abb. 4c), die aber zur Erfassung der einzelnen Ommatidien nicht erforderlich ist.

Die erbsenähnlichen "Facetten" unterscheiden sich in den verschiedenen Augenbereichen nicht. Geringfügige Unregelmäßigkeiten ihrer Oberfläche sind Schrumpfungsartefakte, die bei der Entwässerung entstehen. Der Facettendurchmesser beträgt ca. 20 μm .

1.2. Kopfstellung

Bei den später zu diskutierenden funktionellen Aspekten der Komplexaugen kann die Kopfstellung von *Psychoda cinerea* nicht unberücksichtigt bleiben. Der unter den Thorax liegende Kopf befindet sich bei getöteten Schmetterlingsmücken in einer hypognathen Position (Abb. 5), daß sich also der Mund nach hinten öffnet (Weber 1974), und die Stirn nach unten weist. In dieser Kopfstellung, die auch einer Ruhestellung entsprechen könnte, wird der Kopf vom Thorax überwölbt. Jung (1956) beschreibt bei Psychodiden



Abb.3 (a,b): Unregelmäßigkeiten in den Komplexaugen von *Ephestia kuehniella* (a) und *Ptinus spec.* (b). Die entsprechenden Ommatidienfelder sind eingerahmt. (Maßbalken 0.1 mm).

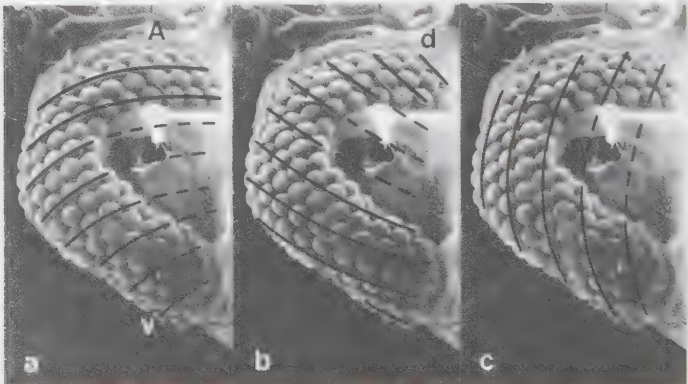


Abb.4 (a-c): Darstellung der Augenbögen im Komplexauge. Die Antennen wurden entfernt. A = Augenbrücke, d = dorsale Augenbögen, v = ventrale Augenbögen.

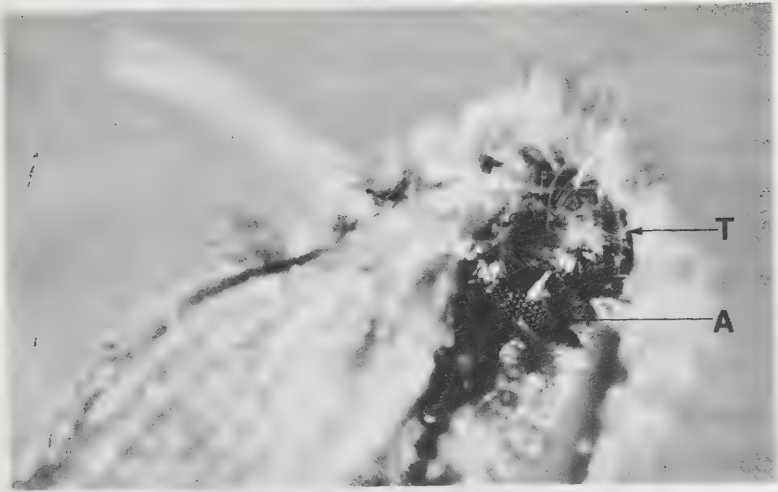


Abb.5: Hypognathe Kopfstellung einer Schmetterlingsmücke (Präparat). A = Augenbrücke, T = Thorax.

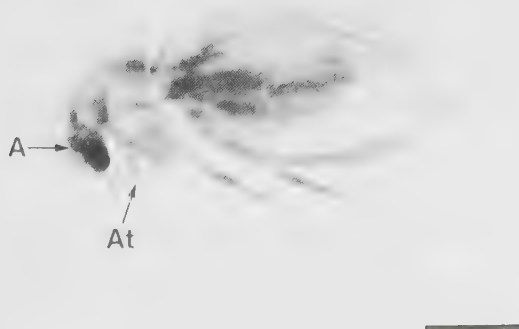


Abb.6: *Psychoda cinerea* in vino. Die Kopfstellung ist fast orthognath. A = Augenbrücke, At = Antenne. (Maßbalken 0.5 mm).

eine Kopfhaltung "nahezu vertikal nach unten". Eigene Beobachtungen sitzender und balzender Schmetterlingsmücken bestätigen dies: Exakte Orthognathie wird nicht erreicht, die Mundöffnung ist immer leicht nach hinten geneigt, wie die in vivo Aufnahme (Abb. 6) zeigt. Somit sind die Ommatidien der Augenbrücke am weitesten frontal gelegen.

Die Kopfkapsel, wie das gesamte Integument, ist von Setae bedeckt (Abb. 7), die bei der Präparation größtenteils verloren gehen.

2. Elektronenmikroskopische Befunde (TEM)

2.1. Dioptrischer Apparat

Der dioptrische Apparat besteht aus Cornealinse und vier Semperschen Zellen (= Kristallkegelzellen), die hier keinen Konus bilden. Somit handelt es sich bei *Psychoda* um ein Auge vom akonen Typ (Grenacher 1879, Clements 1963). Nach Trujillo-Cenóz (1972) tritt dieser Augentyp u.a. bei primitiven Dipteren auf, während bei den höher entwickelten Fliegen stets Pseudokoni zu finden sind.

Die Gestalt der Cornealinse erinnert an einen dickbauchigen Schirmpilz (Abb. 8a). In ihrer optischen Achse mißt sie ca. 15 μm . Die Corneaoberfläche ist von Zäpfchen (corneal nipples) besetzt (Bernhard und Miller 1962), die bis zu 0,15 μm hoch und an der Basis bis zu 0,15 μm breit sind (Abb. 8a, 8b). Mit diesen Dimensionen können sie als Re-



Abb.7: Die Körperoberfläche der Psychodiden ist von Setae bedeckt. A = Augenbrücke, At = Antenne, T = Thorax. (Maßbalken 0.1 mm).

flexionsfilter für in das Ommatidium einfallende Licht wirksam sein (Bernhard et al. 1965, Miller et al. 1968, Bernhard et al. 1970), wie es von nacht- und dämmerungsaktiven Insekten bekannt ist (Bernhard et al. 1965, Gemne 1966, Barra 1971) - aber auch von tagaktiven Insekten beschrieben wird (Brammer 1970, Kolb 1977). Die Corneallinse besteht aus zahlreichen (ca. 50) Lagen elektronendichterer Lamellen, zwischen denen sich in breiteren weniger elektronendichten Regionen die Chitinmicellen bogenförmig von Lamina zu Lamina fortsetzen (Abb. 8a, c).

Anders als andere Kutikulabereiche, die ihre Lamellierung der circadianen Aktivität alternierend sezernierender Epidermiszellen verdanken, liegen die Perioden von abgeschiedenem Chitin und Resilin bei der entstehenden Corneallinse zwischen einer Minute und einer Stunde (Winfree 1979). Die an der Entstehung der Corneallinse beteiligten (corneagenen) Zellen arbeiten nach Winfree (1979) nicht synchron, sondern ihre Sekretionsaktivität scheint sich auf einem ringförmigen Phasengradienten zu bewegen, wodurch eine exzentrische Lamellierung um die optische Achse entsteht. In Querschnitten ergeben sich daraus Spiralstrukturen. Die in der Aufsicht linksdrehenden Spiralen im rechten Auge und rechtsdrehende Spiralen im linken Auge (Abb. 9) weisen somit auf den Sekretionsrhythmus hin, in welchem das Kutikulamaterial alternierend abgelagert wird (Neville 1967, Menzel et al. 1969, Winfree 1979).

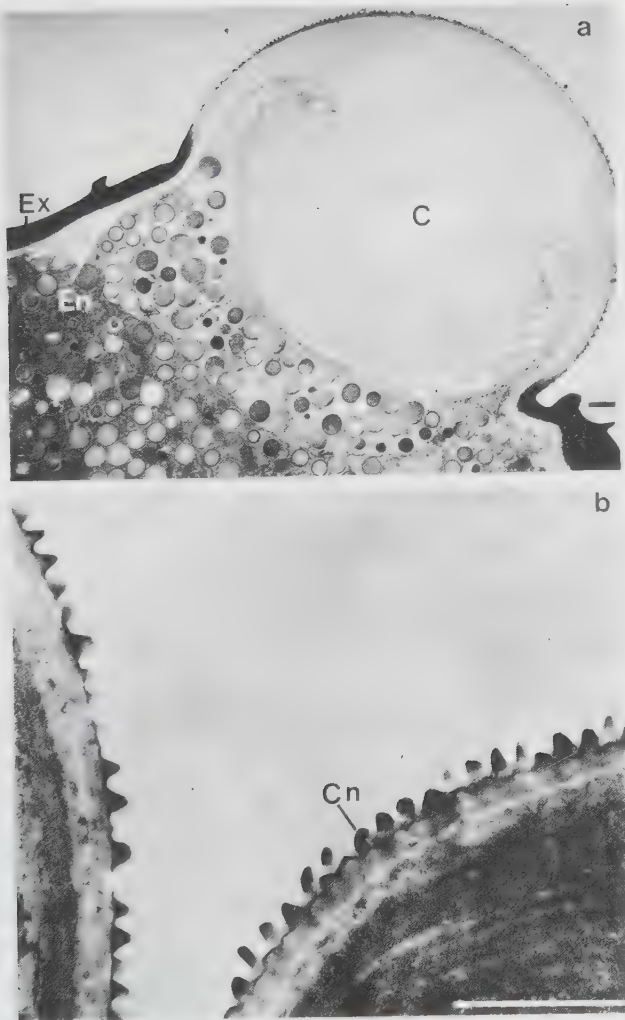


Abb. 8 (a-c): a) Die Cornealinse (C), hier etwas schräg angeschnitten, setzt sich aus zahlreichen Kutikulalamellen zusammen. b) Ihre Oberfläche trägt einen Besatz von corneal nipples (Cn). c) Die Chitinmicellen (Ch) setzen sich bogenförmig von Lamelle zu Lamelle fort. En = Endokutikula, Ex = Exokutikula. (Maßbalken 1 μm).

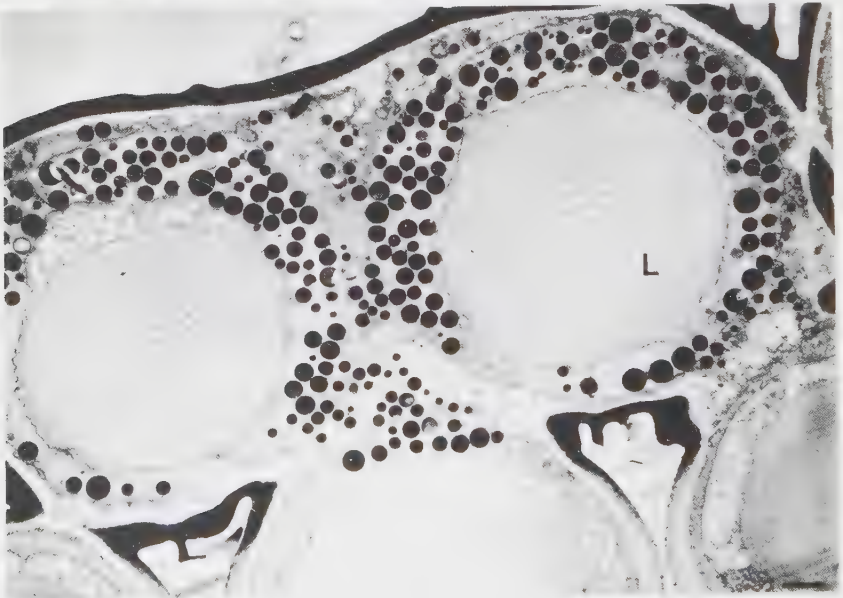
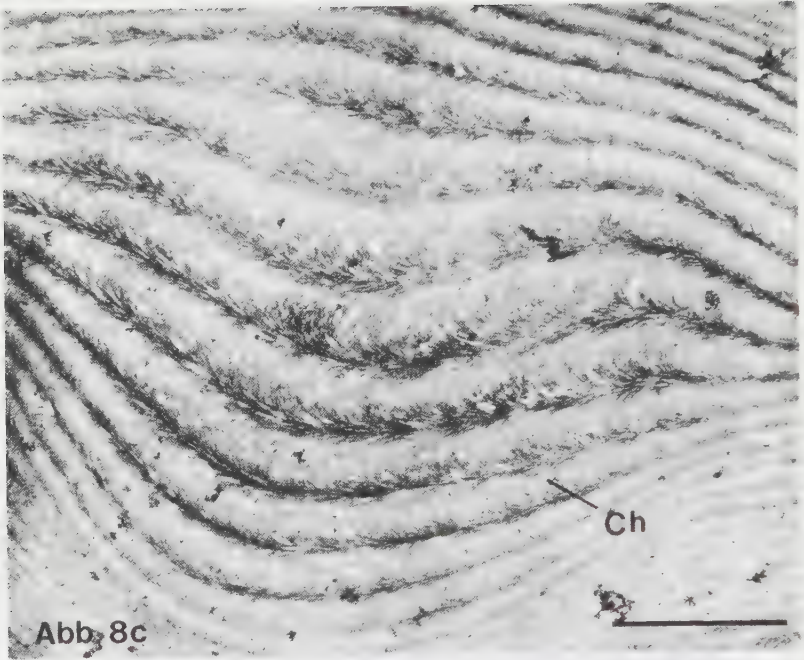


Abb.9: Im Querschnitt durch die Cornealinse erscheinen die Kuti-
kulalamellen (L) als Spiralen. (Maßbalken 2 μ m).

Die lichtdurchlässige Cornealinse ist bis auf eine dünne Oberflächenschicht von ca. 0,2 μm Dicke nicht sklerotisiert.

In den Säumen der Cornealinsen und den Kutikulazwischenräumen zwischen den Linsen sind Exo- und Endokutikula durch ihre unterschiedliche Elektronendichte deutlich voneinander abgesetzt (Abb. 8a). Unter der sklerotisierten Exokutikula stellt sich die Endokutikula als helleres amorphes Band dar.

Der Endokutikula sind proximal Bläschen an- bzw. eingelagert (Abb. 17b), die höchstwahrscheinlich die von sezernierenden Zellen neu gebildeten Kutikulasubstanzen enthalten (Locke 1964).

Der innere kugelige Anteil der Cornealinse ist in die vier Semperzellen eingebettet (Abb. 10). Diese "Kristallzellen" sind so angeordnet, daß sich je zwei gegenüberliegen, wobei lediglich eines dieser Zellpaare Kontakt miteinander hat (Abb. 11). Oftmals fällt eine dunklere Färbung eines dieser Zellpaare auf, zu beobachten auch bei der von Williams (1980) untersuchten Tipulide. Benachbarte Semperzellen sind an manchen Stellen miteinander verzahnt (Abb. 10). Distal sind in den die Linsenkugel umschließenden Zellsäumen die Zellkerne der Semperschen Zellen platziert (Abb. 10). Wenige Mitochondrien sind im gleichen Bereich des ansonsten organellenarmen Cytoplasmas zu finden. Weiter zentral und damit im Strahlengang fallen vereinzelt lamelläre Körper auf (Abb. 11).

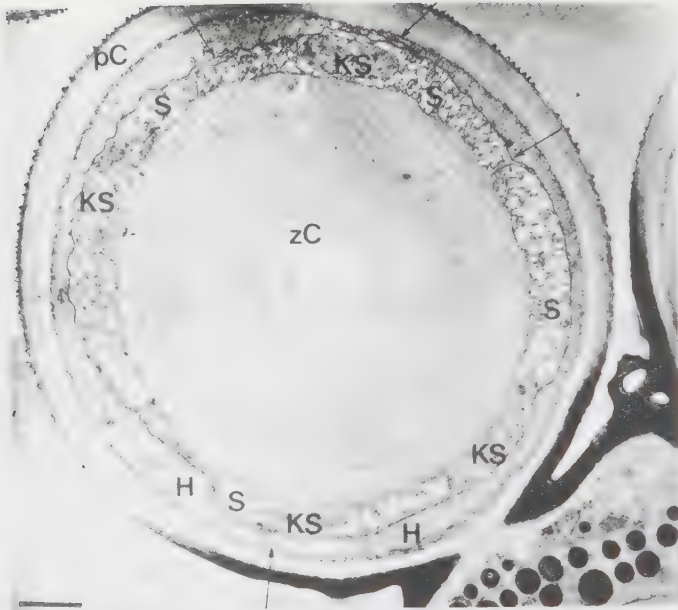


Abb.10: Querschnitt durch die Corneallinse. Der zentrale Anteil der Corneallinse (zC) ist in die vier Semperschen Zellen (S) eingebettet. (Verzahnung der Semperschen Zellen bzw. der Hauptpigmentzellen (H) siehe Pfeile). Ks = Kern der Semperschen Zelle, pC = peripherer Anteil der Corneallinse. (Maßbalken 2 μ m).

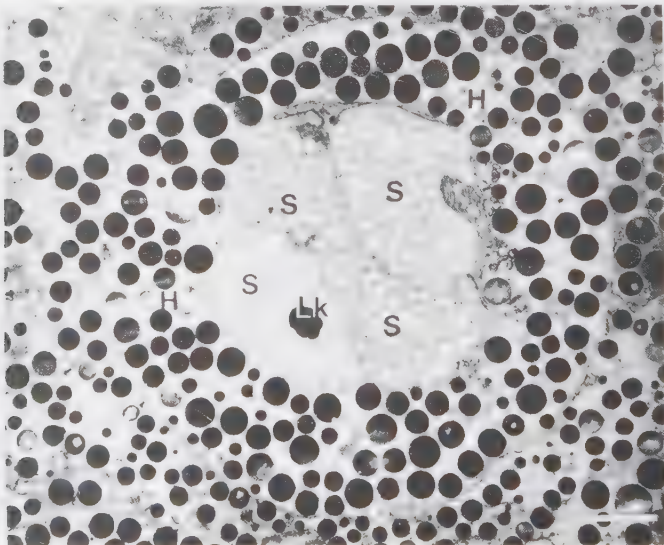


Abb.11: Querschnitt durch ein Ommatidium unterhalb der Cornea. Die beiden Hauptpigmentzellen (H) bilden eine Lochblende. Lk = La-mellenkörper, S = Sempersche Zelle. (Maßbalken 2 μ m).

Auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen erscheint das Cytoplasma als ungleichmäßig verteiltes, optisch dichteres Netz zwischen leer erscheinenden Bezirken (Abb. 10,12). Dieses Erscheinungsbild des Cytoplasmas ist als Artefakt anzusehen. Das im Vergleich zu benachbarten Zellen wahrscheinlich wasserreichere Cytoplasma der Semperzellen (Walcott 1975) muß bei relativ stärkerer Schrumpfung Hohlräume bilden, wenn die Gestalt der Zelle erhalten bleibt. Dies ist hier zweifellos der Fall, denn die Membrankontakte der Semperzellen untereinander als auch zu den sie ringförmig umgebenden Hauptpigmentzellen sind durch septierte Desmosomen (Abb. 12) äußerst stabil gestaltet (Chiet al. 1979). Nach proximal entsenden die Semperschen Zellen dünne fadenförmige Ausläufer, die zwischen den Retinulazellen unmittelbar hinter den Rhabdomeren verlaufen (Abb. 13), erstmals beschrieben von Waddington und Perry (1960) am Drosophilaauge. Ihre Durchmesser schwanken zwischen $0,06 \mu\text{m}$ - $0,19 \mu\text{m}$. Am proximalen Ende des Rhabdoms erweitern sich die Zellausläufer zu sackförmigen Anhängen, die Brammer (1970) erstmalig beschrieb. Diese Säcke sind mit Pigmentgranula gefüllt (Abb. 14). Ähnlich wie bei Aedes (Brammer 1970) sind in seltenen Fällen Pigmentgranula bereits in den Zellausläufern zu finden, bevor sie sich zu Säckchen erweitern.

In Schnittserien kann nun gezeigt werden, daß nicht wie bisher angenommen jeder Semperzellausläufer blind mit einem Pigmentsäckchen endet. Je zwei Zellausläufer können annähernd parallele Äste einer Schlinge bilden, deren untere

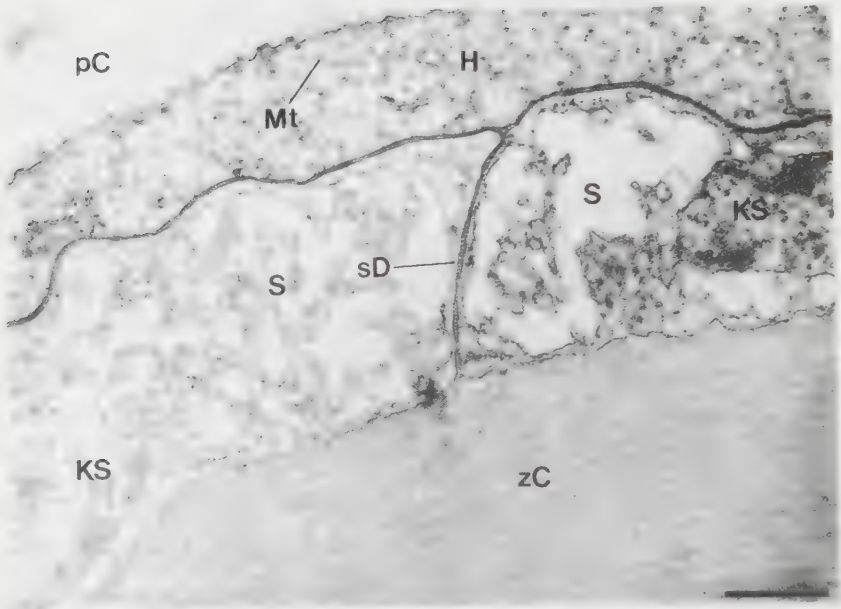


Abb.12: Querschnitt durch die Corneallinse. Die Membranen von Semperzellen (S) und Hauptpigmentzellen (H) sind durch septierte Desmosomen (sD) verbunden. Das Cytoplasma der Semperzellen ist stark geschrumpft. In den Hauptpigmentzellen zahlreiche quergeschnittene Mikrotubuli (Mt). KS = Kern der Semperzelle, pC = peripherer Anteil der Corneallinse, zC = zentraler Anteil der Corneallinse. (Maßbalken 0,5 μ m).

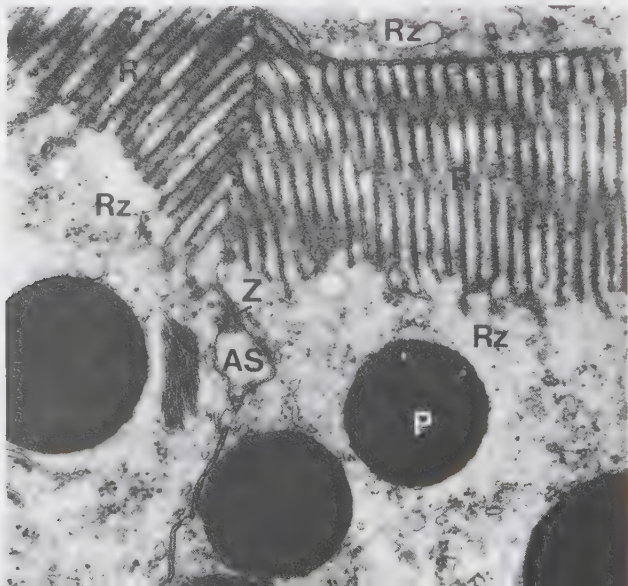


Abb.13: Querschnitt durch ein Ommatidium in Höhe der Retinulazellen (Rz). Hinter den Rhabdomeren (R) verläuft zwischen jeweils zwei Retinulazellen ein Ausläufer der Semperschen Zelle (AS). P = Pigmentkörnchen, Z = Zonula adhaerens. (Maßbalken 0,5 μm).

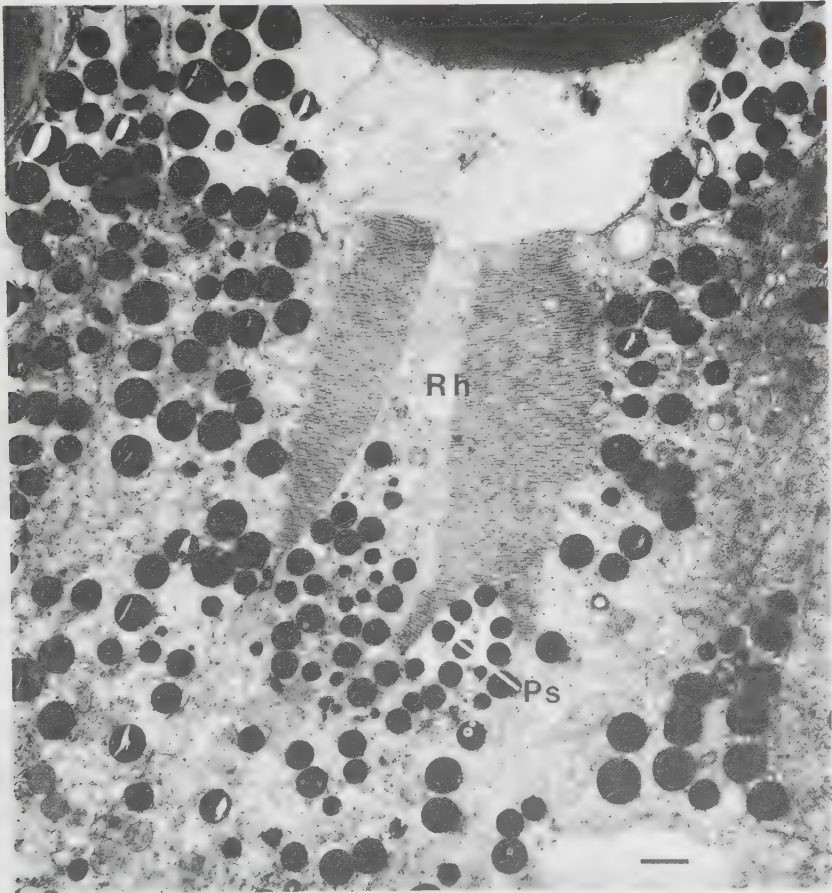


Abb.14: Längsschnitt durch Ommatidium. Unter dem Rhabdom (Rh) erweitern sich die Ausläufer der Kristallzellen zu pigmentgefüllten Säckchen (Ps). (Maßbalken 1 μm).

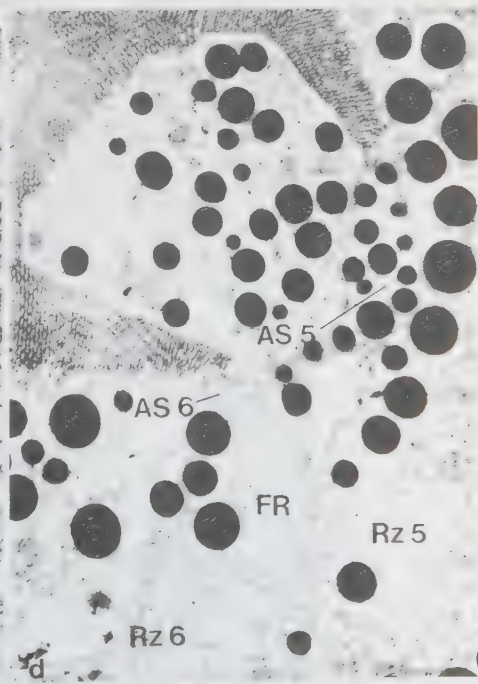
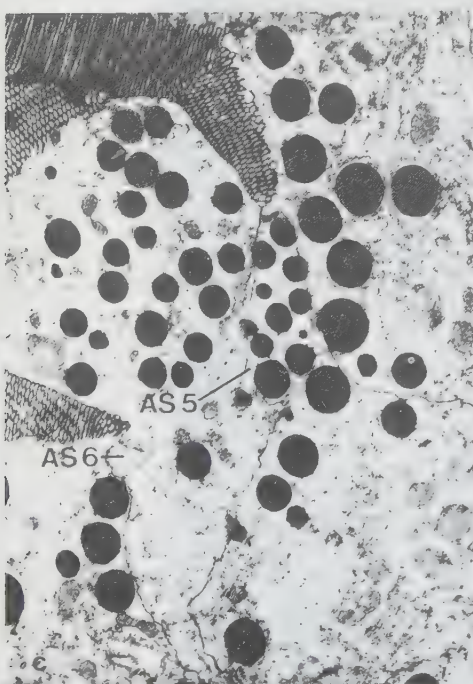
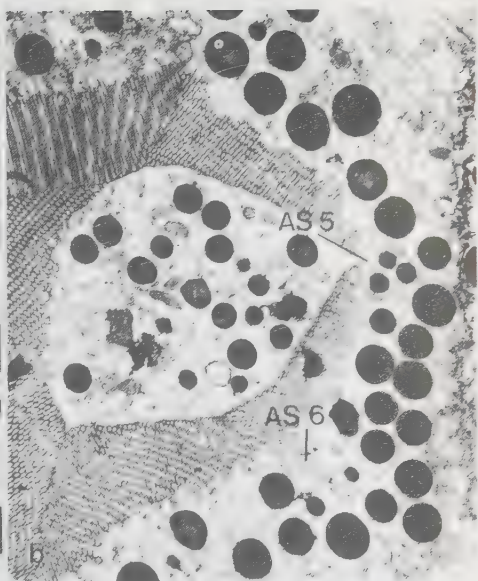
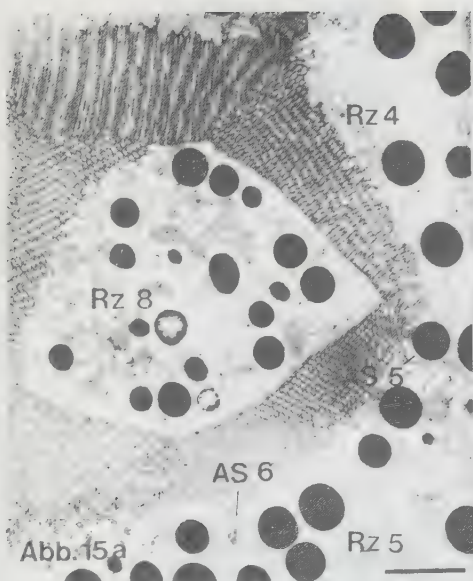
Unbiegung ein gemeinsames Pigmentsäckchen darstellt (Abb. 15 a-g).

2.2. Pigmentzellen

Bei *Psychoda cinerea* sind zwei Pigmentzelltypen zu unterscheiden, Hauptpigmentzellen (= Corneapigmentzellen) und Nebenzpigmentzellen (= sekundäre Pigmentzellen).

Die vier Semperschen Zellen werden von einem Paar Hauptpigmentzellen ummantelt. Somit stellen die beiden Hauptpigmentzellen eine Lochblende für das aus dem dioptrischen Apparat austretende Licht dar. Ihr Cytoplasma ist auffällig hell (Abb. 11). Es enthält zahlreiche orientierte Mikrotubuli (Abb. 12, 16), hauptsächlich in der pigmentfreien lateralen Zellmanschette zwischen peripherem Cornearand und den die zentrale Corneakugel umhüllenden Saum der Semperszellen. In dieser Zone befinden sich auch die Zellkerne der Hauptpigmentzellen. Die Pigmentgranula haben einen mittleren Schnittscheibendurchmesser von $0,68 \mu\text{m}$ ($n = 149$), der maximale Kugeldurchmesser beträgt $1,1 \mu\text{m}$. An den Berührungsflächen der Hauptpigmentzellen sind die beiden Zellmembranen durch einfache Falten miteinander verzahnt (Abb. 10).

Den Hauptpigmentzellen wird seit Phillips (1905), der die Entwicklung des Bienenauges beobachtete, die Abscheidung der Cornea zugeschrieben. Eine Beteiligung der Nebenzpigmentzellen hielt er für möglich. Der Bau des Komplexauges von *Psychoda cinerea* mit deutlich voneinander getrennten



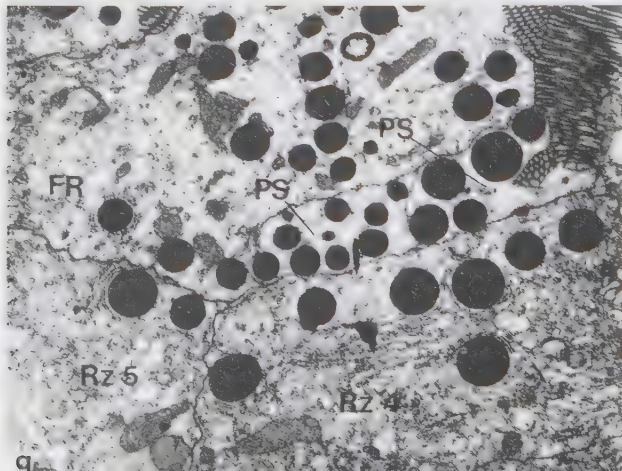
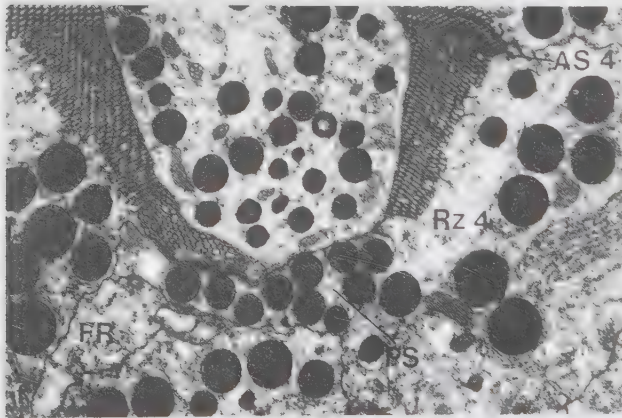
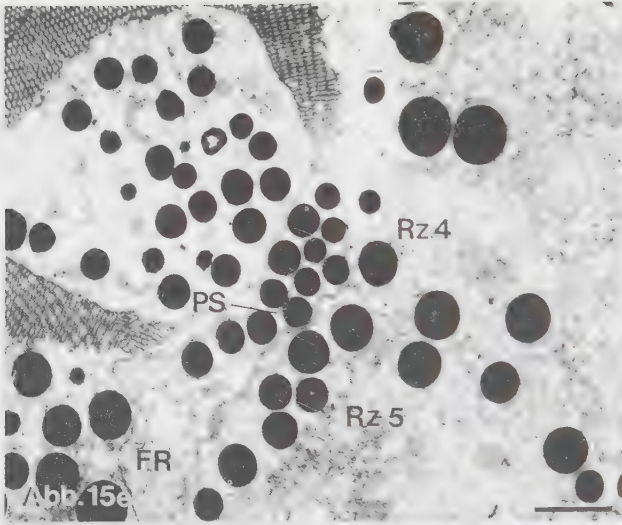


Abb.15 (a-g): Schnittserie (quer, etwas schräg) durch proximalen Bereich des Rhabdoms. Die Semperzellausläufer AS 6 und AS 9 erweitern sich und bilden ein gemeinsames Pigmentsäckchen (Ps). Rz = Retinulazelle, FR = Fortsatz der Retinulazelle Rz 8. (Maßbalken 1 μ m).

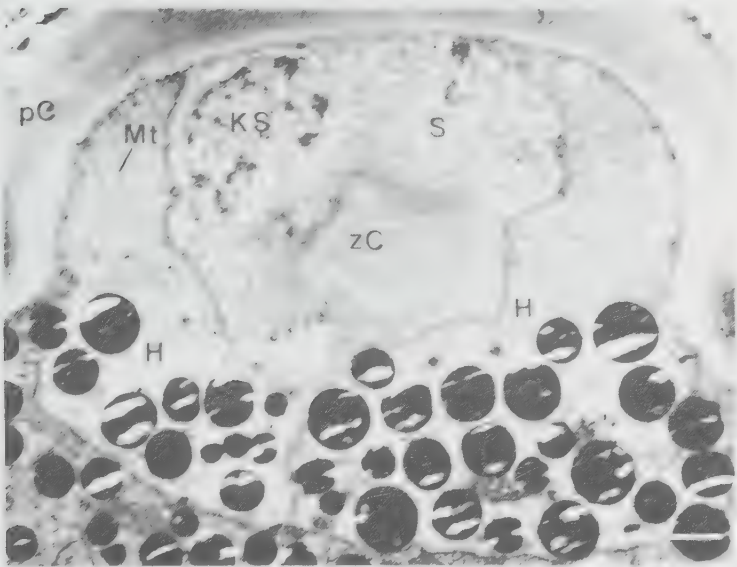


Abb.16: Längsschnitt durch die Peripherie des dioptrischen Apparates. In den Hauptpigmentzellen (H) zahlreiche orientierte Mikrotubuli (Mt). KS = Kern der Semperschen Zelle, S = Sempersche Zelle, pC = Cornea, peripher, zC = Cornea, zentral. (Maßbalken 1 μ m).

"Facetten" schließt zwar eine Beteiligung der Nebenpigmentzellen speziell an der Sekretion von Linsenmaterial aus, aber am Aufbau der Kutikulaleisten zwischen den Linsen sind sie sicher beteiligt. Abbildung 17 b zeigt ganz ähnlich wie bei Skrzypek und Skrzypek (1971) im Grenzbereich zwischen Nebenpigmentzellen und Endokutikula Vesikel, die für eine Abscheidung von Kutikulamaterial auch dieser Zellen sprechen.

Eine konstante Anzahl von Nebenpigmentzellen, wie sie bei einigen anderen Insektenarten beschrieben werden, zum Beispiel bei *Ephesia kuehniella* (Fischer und Horstmann 1971) und *Calliphora erythrocephala* (Seitz 1971), sind bei *Psychoda cinerea* nicht festzustellen. Die Anzahl der um ein Ommatidium angeordneten Nebenpigmentzellen schwankt, abhängig von der Position des Ommatidiums im Komplexauge, zwischen 12 und 16, wobei im Randbereich eher mehr zu finden sind als in stärker gekrümmten mittleren Augenbereichen.

Soma und Zellkerne der Nebenpigmentzellen liegen direkt unter den Kutikulabereichen zwischen den Cornealinsen (Abb. 17 a, 20 a) in Nachbarschaft der Hauptpigmentzellen. Dort bilden die eigentlichen Zellkörper zwar eine wenn auch teilweise dünne Hülle um die Ommatidien, nicht jedoch deren schmale Fortsätze. Diese ziehen als flache oder runde Schläuche in unterschiedlichen Abständen zwischen den Ommatidien bis zur Basalmembran (Abb. 18, 21). Somit



Abb.17 (a,b): a) Schrägschnitt durch die Cornealinse (C). Die Nebenpigmentzellen (N) liegen direkt unter der Kutikula (K). Ihr Cytoplasma ist weniger elektronendicht als das der Retinulazellen (Rz). Die Vesikel (V) enthalten vermutlich Kutikulamaterial. (Maßbalken 1 μm).

b) = Ausschnitt aus a). (Maßbalken 0.5 μm).

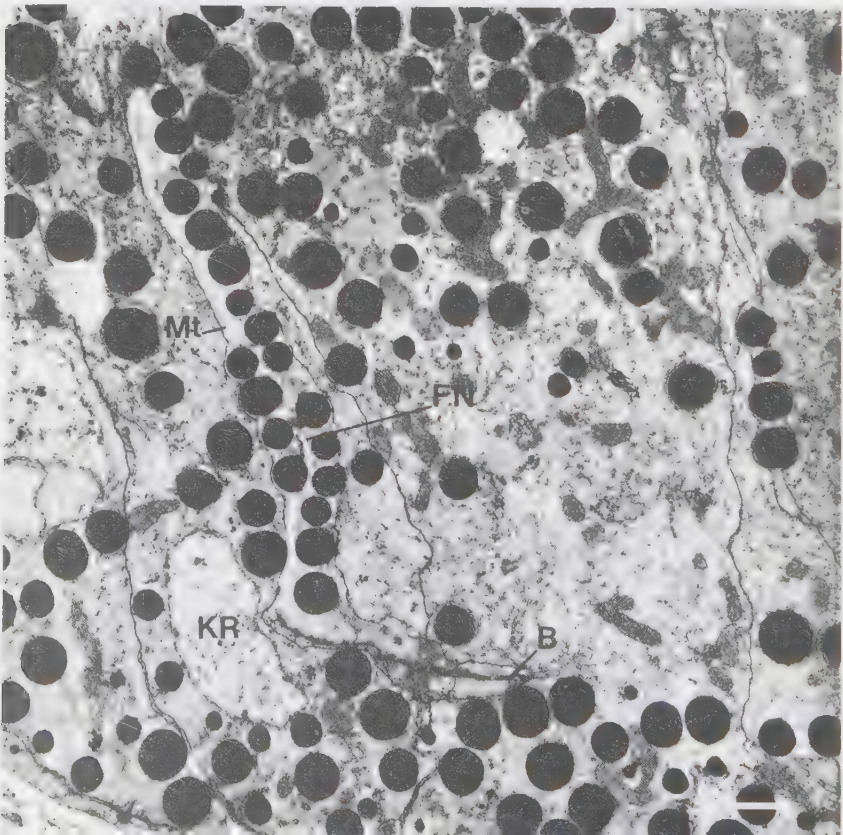
H= Hauptpigmentzelle, KS = Kern der Semperschen Zelle, KN = Kern der Nebenpigmentzelle.





Abb.18: Längsschnitt.
Die Nebenpigmentzellen (N) bilden lange Fortsätze (FN), die sich proximal erweitern. AS = Ausläufer der Semperischen Zelle, PS = Pigmentsäckchen. (Maßbalken 2 μ m).

Abb.19: Die Fortsätze der Nebenpigmentzellen (FN) sitzen der Basalmembran (B) breitflächig auf. Mt = Mikrotubuli, (Maßbalken 1 μ m).



erfüllen die Nebenzpigmentzellen hier nicht die Funktion einer optisch isolierenden Schicht, als die sie dort meistens gesehen werden, wo sie die Ommatidien vollständig umhüllen (Seitz 1971, Skrzypek und Skrzypek 1971). Bevor die Nebenzpigmentzellstränge die Basalmembran erreichen, erweitern sie sich und sitzen ihr breitflächig auf (Abb.19). Über die Fasern der Basalmembran (Terzakis 1967) sind Nebenzpigmentzellen und Basallamina innig miteinander verbunden (Odselius und Elofsson 1981).

Ebenso wie das der Hauptpigmentzellen, ist das Cytoplasma der Nebenzpigmentzellen wesentlich heller als das der Retinulazellen (Abb. 20,21). In den Zellfortsätzen verlaufen in Längsrichtung Mikrotubuli (Abb. 20). Pigmentgranula finden sich im distal gelegenen Zelleib und in den proximalen Erweiterungen, gelegentlich auch in den Fortsätzen, wenn sie ausnahmsweise so dimensioniert sind, daß Pigmentkörnchen Platz darin finden können (Abb. 21). Die Schnittdurchmesser der Granula betragen im Mittel $0,47\text{ }\mu\text{m}$ ($n = 95$) und sind damit signifikant kleiner als die der Hauptpigmentzellen.

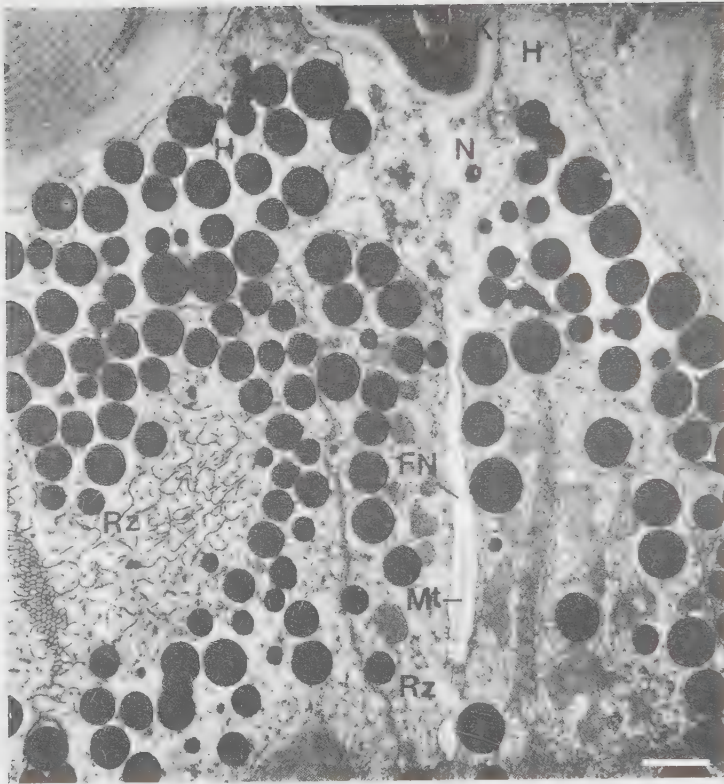


Abb.20: In den Zellfortsätzen (FN) der Nebenpigmentzellen (N) verlaufen Mikrotubuli (Mt). H = Hauptpigmentzelle, K = Kutikula, Rz = Retinulazelle. (Maßbalken 1 μm).

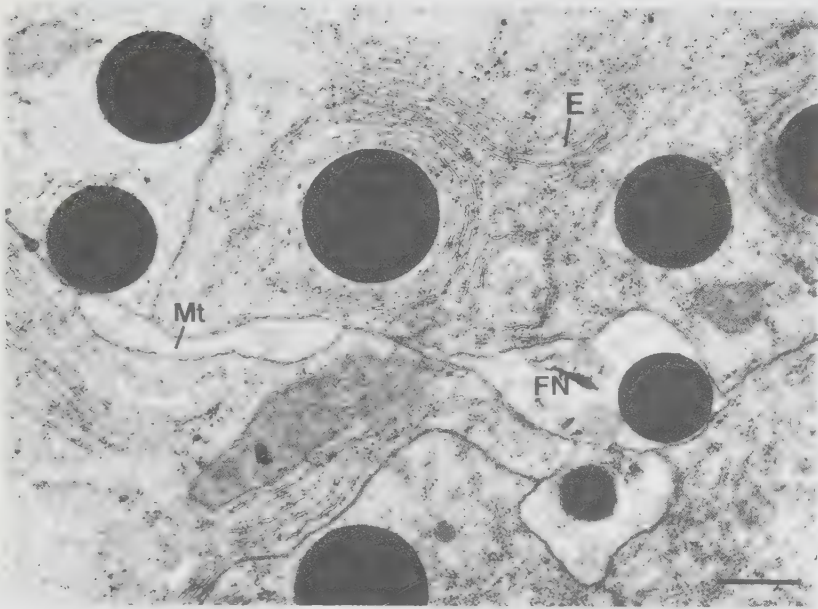


Abb.21: Querschnitt. Pigmentgranula in den Fortsätzen der Nebenpigmentzellen (FN). E = Endoplasmatisches Reticulum, Mt = Microtubuli. (Maßbalken 0,5 μ m).

2.3. Retinulazellen und Rhabdombau zweier Ommatidientypen

Der Rezeptorbereich eines jeden Ommatidiums setzt sich bei Dipteren aus acht Retinulazellen zusammen, in deren speziellen Mikrovillistrukturen, den Rhabdomeren, die Sehpigmente lokalisiert sind. Im Komplexauge von *Psychoda cinerea* tritt der Rezeptorteil des Ommatidiums in zwei sich morphologisch wesentlich unterscheidenden Bautypen auf, die hier mit A- und B-Typ bezeichnet werden. Innerhalb dieser beiden Grundtypen, die in definierten Augenbereichen auftreten (Siehe Kapitel: "Lokalisierung der Ommatidientypen A und B im Komplexauge") sind weitere Unterschiede festzustellen.

Die Numerierung der Sehzellen erfolgt im rechten Komplexauge gegen den Uhrzeigersinn, im linken Komplexauge dementsprechend entgegengesetzt, bei beiden Ommatientypen beginnend nach der eingeschobenen mit Rz 7 bezeichneten Zelle.

2.3.1. Rezeptorbereich des A-Typ-Ommatidiums

Die Sinneszellen Rz 1-6 bilden einen geschlossenen Kranz um einen axialen Zylinder (Abb. 22). Dieser Zylinder entspricht der Zelle Rz 8 und dem in Tandemstellung darüber liegenden perzeptorischen Anteil der Zelle Rz 7 (Abb. 23).

Der Zelleib der 7. Retinulazelle drängt sich peripher zwischen die Zellen 1 und 6 (Abb. 22). Diese im Vergleich zu den anderen Retinulazellen wesentlich schlankere Zelle verbreitert sich apikal und überbrückt dort mit

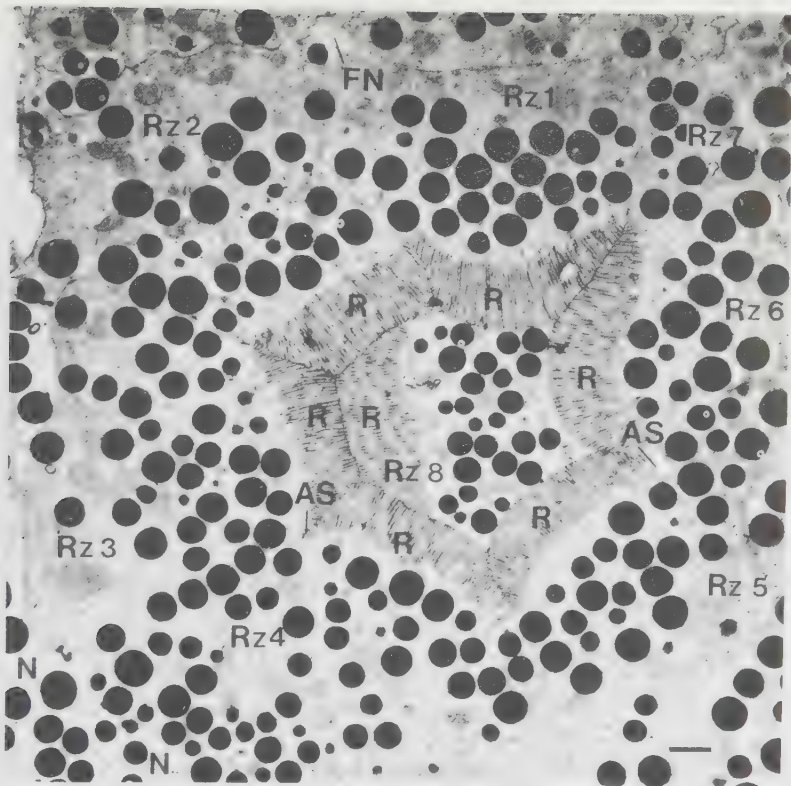


Abb. 22: Querschnitt durch Ommatidium Bautyp A, im Randbereich. Die Retinulazellen (Rz) 1-6 bilden einen geschlossenen Ring. Bedingt durch die Form der Rhabdomere (R), divergieren die Mikrovilli mehr oder weniger stark. AS = Ausläufer der Semperischen Zelle, FN = Fortsatz der Nebenzellen, N = Nebenzellen. (Maßbalken 1 μ m).

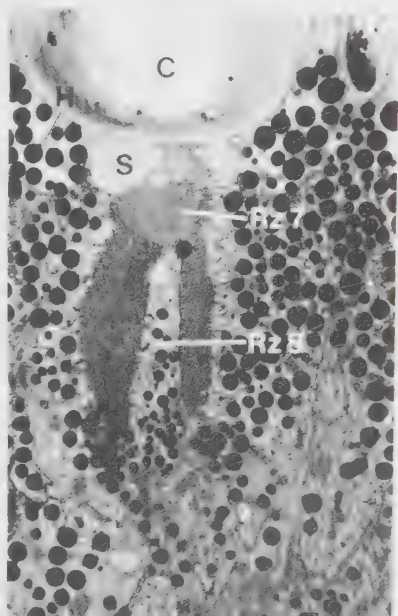


Abb. 23: Längsschnitt durch Ommatidium, Bautyp A. Die Retinulazellen Rz 7 und Rz 8 stehen in Tandemstellung. C = Corneallinse, H = Hauptpigmentzelle, S = Semperische Zelle. (Maßbalken 1 μ m).

einem flachen Cytoplasmafortsatz den geschlossenen Ring der Zellen 1-6 direkt unter den Kristallzellen. Über der 8. Sinneszelle im Ommatidienzentrum erweitert sich diese Cytoplasmabrücke ampelförmig zum perzeptorischen Anteil der 7. Retinulazelle (Abb. 24, 25).

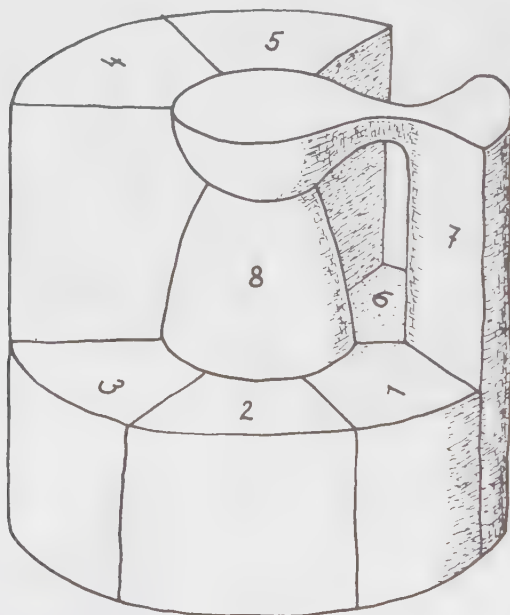


Abb. 24: Anordnung der Retinulazellen im Ommatidientyp A (schematisch). Um die Sehzellen 7 und 8 hervorzuheben, sind von den peripheren Sehzellen nur 4 und 5 vollständig dargestellt.

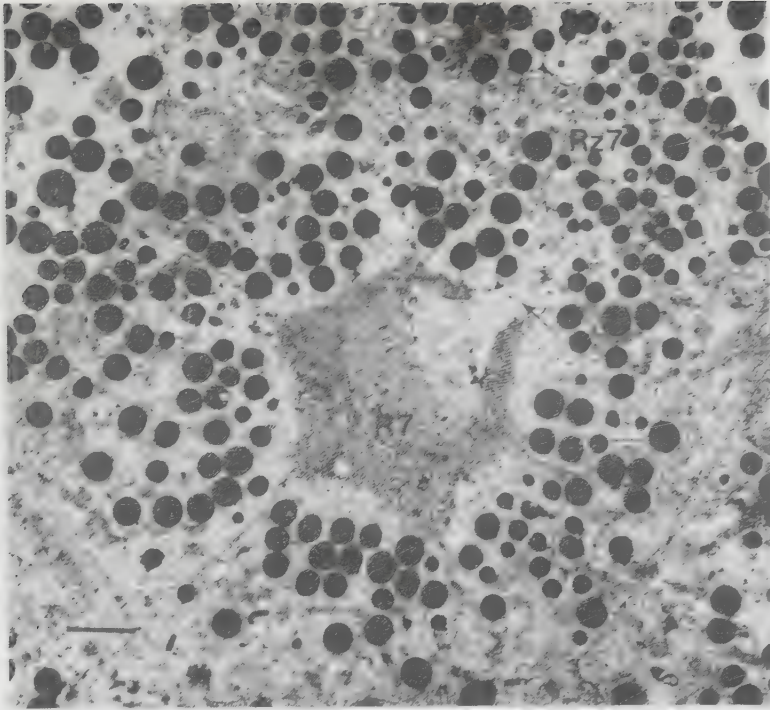


Abb. 25: Eine Zellbrücke (Pfeil) verbindet die beiden Bereiche der Retinulazelle Rz 7. (Maßbalken 2 μ m).

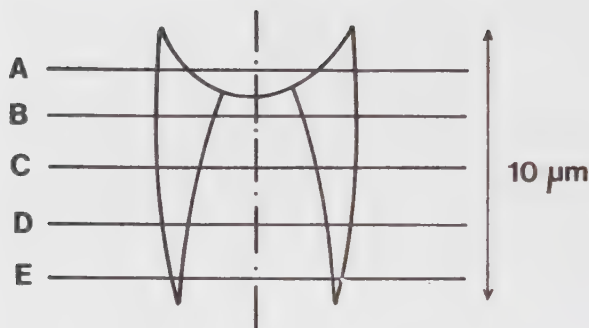


Abb.26: Querprofile A - E durch ein Rhabdom zur Flächen- und Winkelermittlung.

	Rz 1	Rz 2	Rz 3	Rz 4	Rz 5	Rz 6	Rz 7	Rz 8
A	31.51	24.00	37.17	34.58	28.39	34.28	13.66	-
B	32.38	28.26	37.03	37.67	30.46	35.93	10.65	6.23
C	28.87	28.66	33.05	36.39	34.02	35.46	8.04	9.94
D	22.72	24.15	25.27	27.15	25.53	28.06	5.71	9.85
E	25.00	27.06	27.58	30.56	26.56	31.90	6.35	15.96
Σ	140.48	132.13	160.10	166.35	144.96	165.63	44.41	41.98
Mittel- werte	28.10	26.43	32.02	33.27	28.99	33.13	8.88	10.50

Abb.27: Die Tabelle zeigt die nach Profil und Zelle ermittelten Zellflächen, deren Summen und Mittelwerte. (Maße in μm^2).

Wesentlich schlanker als die Sehzellen 1-6 sind die Sinneszellen 7 und 8. Zudem ist die Zelle Nr. 8, bedingt durch die Tandemstellung mit Zelle Nr. 7, um 25% kürzer als die anderen Retinulazellen des Ommatidiums. Abbildung 27 gibt die aus fünf Querprofilen durch das Rhabdom ermittelten Flächenangaben der Retinulazellen wieder. Die Profilabstände sind aus der Skizze zu ersehen (Abb. 26). Die Werte zeigen deutlich, daß sich die Retinulazellen nach basal verjüngen, ausgenommen die 8. Retinulazelle, die sich nach basal erweitert. Nach dem U-Test lassen sich die peripheren Sehzellen 1-6 nach ihren Flächengrößen signifikant in eine Gruppe kleinerer Zellen (Nr. 1, 2 und 5) und in eine Gruppe größerer Zellen (Nr. 3, 4 und 6) einteilen ($2 \alpha < 0,01$).

Die Retinulazellen sind organellenreich. Granuläres ER, freie Ribosomen, Golgi-Apparat, Mitochondrien und Pigmentgranula sind zahlreich vorhanden (Abb. 28). Ebenso sind multivesikuläre Körper, "membrane whorls" und nicht näher definierte Einschlußkörper zu finden. Die Zellkerne der Sinneszellen liegen unterhalb des Rhabdoms direkt über der Basalmembran, in den Foramina derselben, durch die sich die proximalen Ommatidienbereiche erstrecken, und unter der Basalmembran (Abb. 29). Im Augenrandbereich liegen die Zellkerne vermutlich aus räumlichen Gründen zum Teil in Höhe des Rhabdoms. Die Basalmembran ist bei diesem Komplexauge also nicht die proximale Augenbegrenzung, sondern die Ommatidien reichen durch sie hindurch.

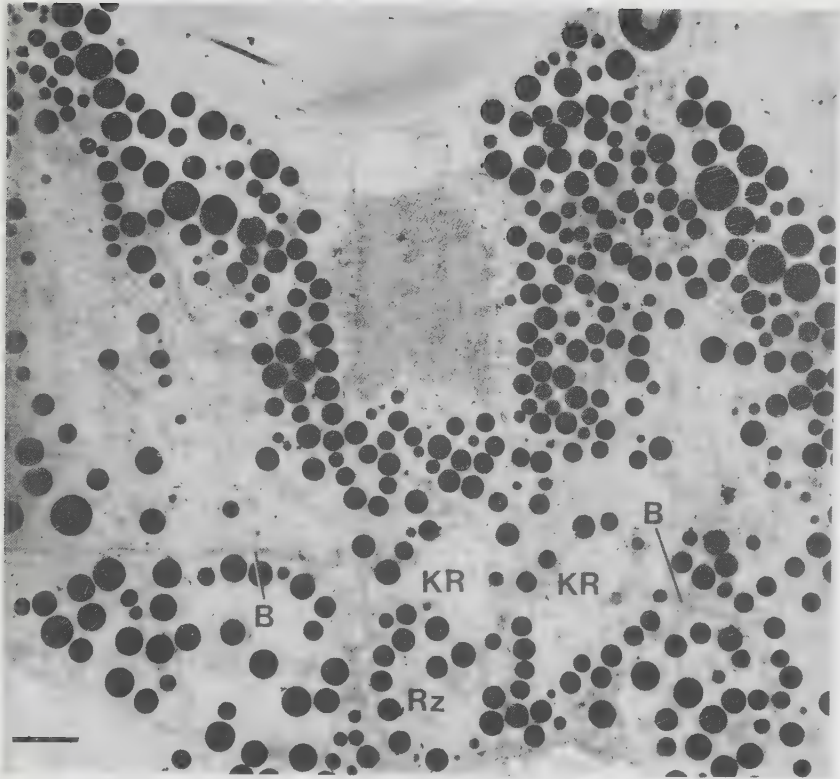


Abb.29: Die Retinulazellen (Rz) gehen durch die Basalmembran (B) hindurch, Die Zellkerne (KR) liegen in Nähe der Basalmembran, hier im Bild in etwa gleicher Höhe. (Maßbalken 2 μ m).

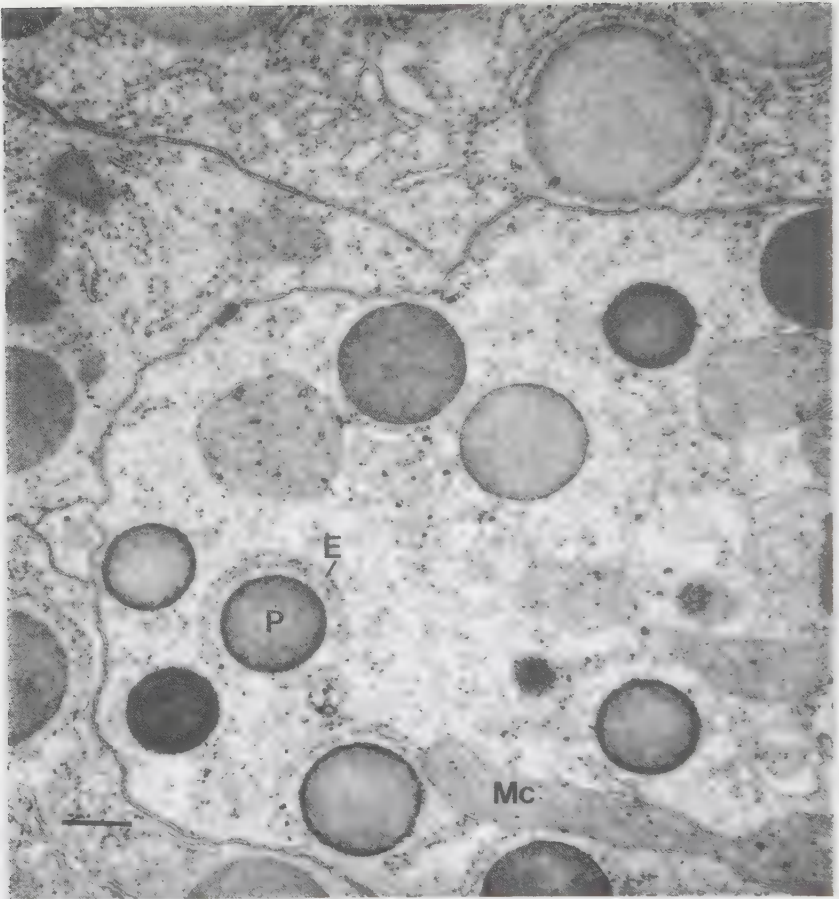


Abb.30: Die Pigmentgranula (P) sind oftmals von rauhem endoplasmatischem Reticulum (E) umgeben. Mc = Mitochondrium. (Maßbalken 0.25 μm).

Die Pigmentgranula sind je nach Adaptationszustand im gesamten Cytoplasma mehr oder weniger verteilt aber, in allen Schnittebenen zu finden. Wie bereits erwähnt, sind die Ommatidien nicht durch Nebenzellen voneinander isoliert. Retinulazellen benachbarter Ommatidien grenzen direkt aneinander, müssen also eine optische Abschirmung selbst übernehmen. Oft sind die Pigmentgranula circular von einer Lage oder von mehreren Lagen rauhen endoplasmatischen Reticulums umgeben (Abb. 21, 30). Die mittleren Durchmesser der Pigmentkörner unterscheiden sich in den Sinneszellen 1-6 von denen der Sinneszelle 7 und der Sinneszelle 8 signifikant. In Abbildung 31 werden die Größenverhältnisse der Pigmentgranula aller pigmenttragenden Zellen miteinander verglichen.

	HPZ	Rz 1-6	Rz 7	Rz 8	NPZ
	n = 149	n = 193	n = 227	n = 100	n = 95
mittlerer Schnittscheiben- durchmesser	0.683	0.664	0.491	0.430	0.467
maximaler Durchmesser	1.10	0.97	0.73	0.63	0.73

Abb. 31: Die Tabelle enthält die mittleren Schnittscheibendurchmesser sowie die maximalen Durchmesser der Pigmentgranula aller pigmenttragenden Zellen im Ommatidium. HPZ = Hauptpigmentzelle, NPZ = Nebenzelle. (Maße in μm).

Die Rhabdomere der peripheren Sinneszellen 1-6 sind seitlich derart miteinander verschmolzen, daß sie um die beiden zentralen Sinneszellen 7 und 8 einen geschlossenen Ring bilden (Abb. 32). Die 7. Sehzelle hat nur innerhalb des über der 8. Sehzelle "hängenden" becherförmigen Anteils ein Rhabdomer ausgebildet. Dieser "Zellbecher" überdeckt fast ganz die fusionierten Rhabdomere der Zellen 1-6 (Abb. 24, 33). Als zentraler Zylinder liegt die sich nach apikal verjüngende 8. Retinulazelle darunter, deren Rhabdomer mit einem umgrenzten Bereich der ringförmig fusionierten Rhabdomere 1-6 verschmolzen ist. Es liegt also ein geschlossenes Rhabdomer vor, das insgesamt nur ca. 10 µm lang ist, wobei die Rhabdomeranteile der in Tandemstellung befindlichen Sehzellen 7 und 8 mit 2,5 µm und 7,5 µm entsprechend kürzer sind (R7 : R8 = 1 : 3).

Am proximalen Ende des Rhabdoms werden die Mikrovilli kürzer. Gleichzeitig schieben sich die aus den Zellausläufern der Kristallzellen entstehenden Pigmentsäckchen zwischen die Retinulazellen, so daß im letzten Abschnitt des Rhabdoms auf eine Distanz von ca. 1-2 µm die Retinulazellen und damit auch deren Rhabdomere auseinandergedrängt werden. In dieser Region des Ommatidiums liegen deshalb Verhältnisse vor, wie sie für offene Rhabdome charakteristisch sind.

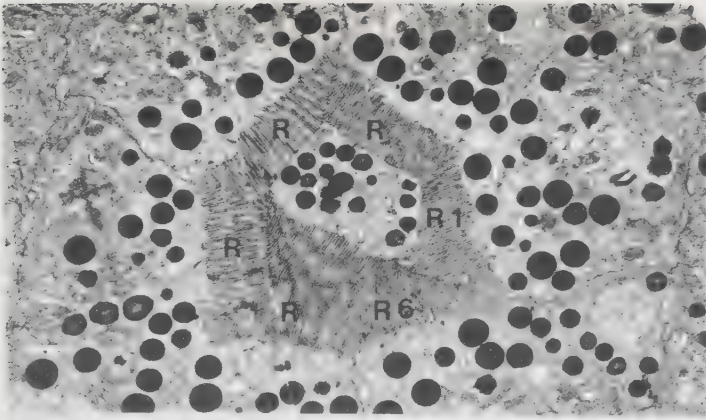


Abb.32: Querschnitt durch das Rhabdom. Die Rhabdomere (R) bilden einen geschlossenen Ring. Die Fusionsfläche der Rhabdomere R 1 und R 6 ist im Vergleich zu den Fusionsflächen der anderen peripheren Rhabdomere stets vergrößert. (Maßbalken 1 μ m).

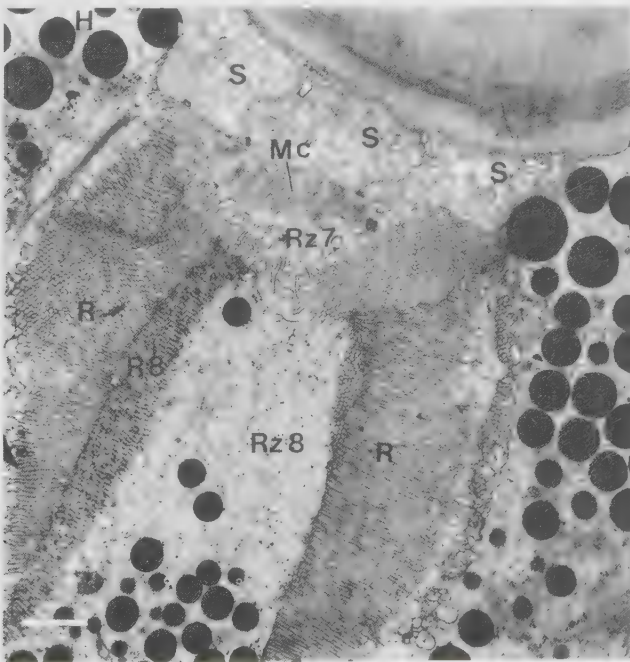


Abb.33: Der becherförmige perzeptorische Anteil der Retinulazelle Rz 7 überdeckt die Rhabdomere (R) der anderen Retinulazellen (Rz). H = Hauptpigmentzelle, Mc = Mitochondrium, S = Sempersche Zelle. (Maßbalken 1 μ m).

2.3.1.1. Morphologische Grundlage einer interommatidialen Verbindung

In der gleichen Region, in der die auseinanderweichenden Rhabdomere keilförmig auslaufen, überrascht ein seitlicher Fortsatz der zentralen Retinulazelle Rz 8. Dieser Fortsatz entspringt gegenüber dem Rhabdomer der Zelle, schiebt sich zwischen den Retinulazellen Rz 5 und Rz 6 hindurch und nimmt mit einem erweiterten Ende mit dem Nachbarommatidium Kontakt auf, und zwar mit dessen Retinulazelle Rz 2 (Abb. 34). An dieser Kontaktstelle verläuft auch stets der Cytoplasmaausläufer einer Nebenzellen. Daß es sich bei diesen oftmals recht flachen Strukturen zwischen den Ommatidien um die bereits beschriebenen Ausläufer von Nebenzellen handelt, haben Schnittserien eindeutig ergeben. Die Fortsätze der 8. Retinulazelle haben also gleichzeitig mit benachbarten Ommatidien und mit Zellausläufern der Nebenzellen Kontakt (Abb. 35, 36). In einem Fall wurde ein Ommatidium gefunden, bei dem der Fortsatz der 8. Retinulazelle lediglich mit einem Nebenzellenstrang verbunden war, ohne dabei gleichzeitig eine benachbarte Retinulazelle zu berühren (Abb. 37).

Die Umwachsung eines Pigmentsäckchens durch den Retinulazellfortsatz (oder der Perforation des Fortsatzes durch ein Pigmentsäckchen), wie es in einer Schnittserie beobachtet werden konnte (Abb. 15 a-g) ist in der Skizze dargestellt (Abb. 38).

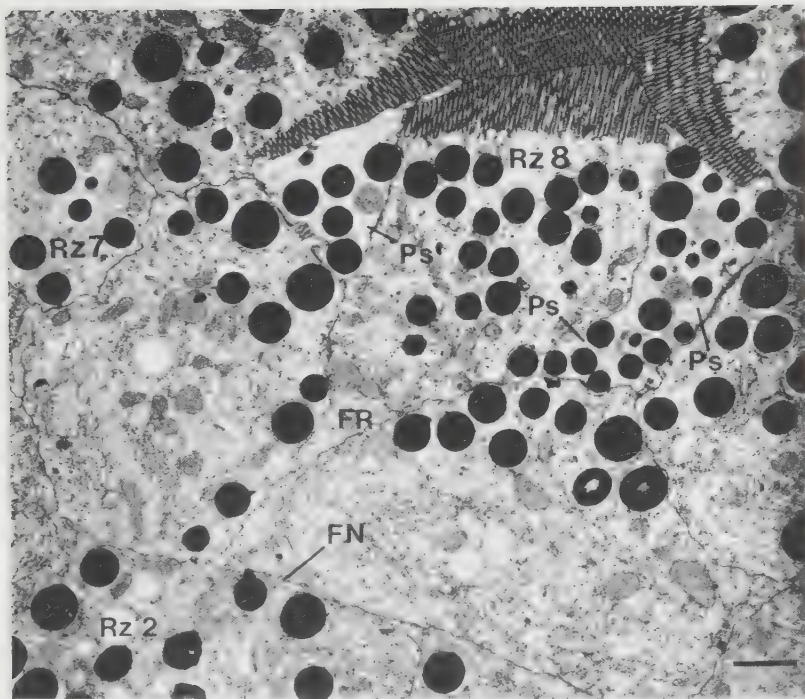


Abb.34: Der Fortsatz (FR) der Retinulazelle Rz 8 hat Kontakt mit der Retinulazelle Rz 2 des Nachbarommatidiums und dem Fortsatz (FN) einer Nebenzellenzelle. Ps = Pigmentsäckchen. (Maßbalken 1 μ m).

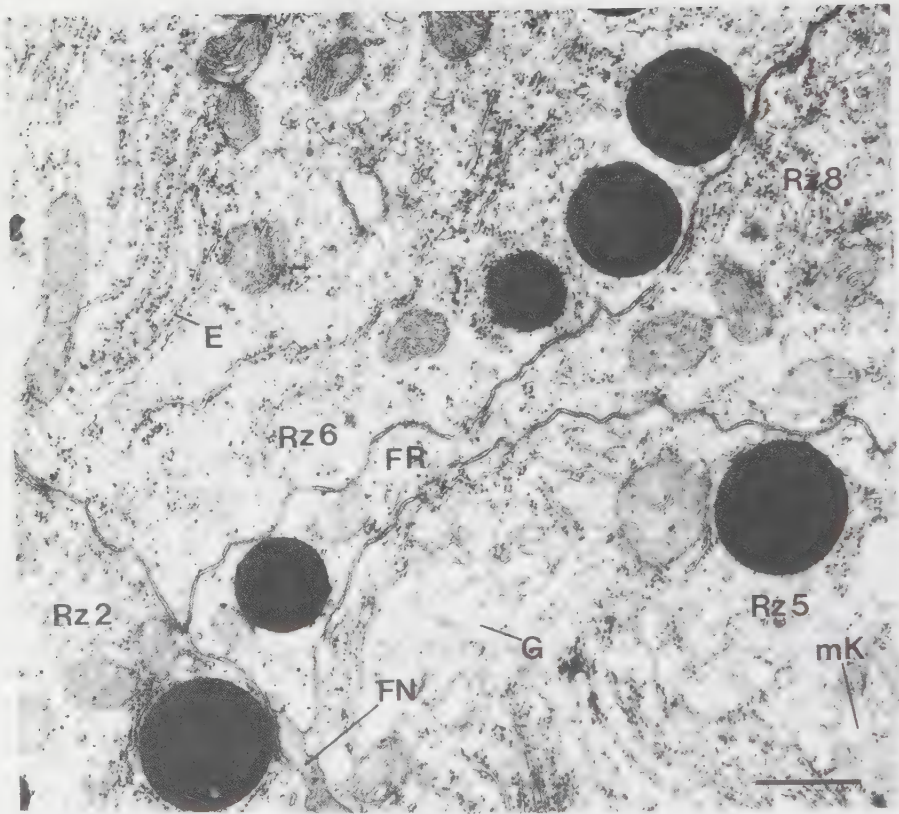


Abb.35: An der Kontaktstelle zur Retinulazelle Rz 2 und dem Fortsatz der Nebenzellen (FN) ist der Fortsatz (FR) der Retinulazelle Rz 8 erweitert. E = granuläres endoplasmatisches Reticulum, G = Golgi-Apparat, mK = multivesikulärer Körper. (Maßbalken 0.5 μ m).

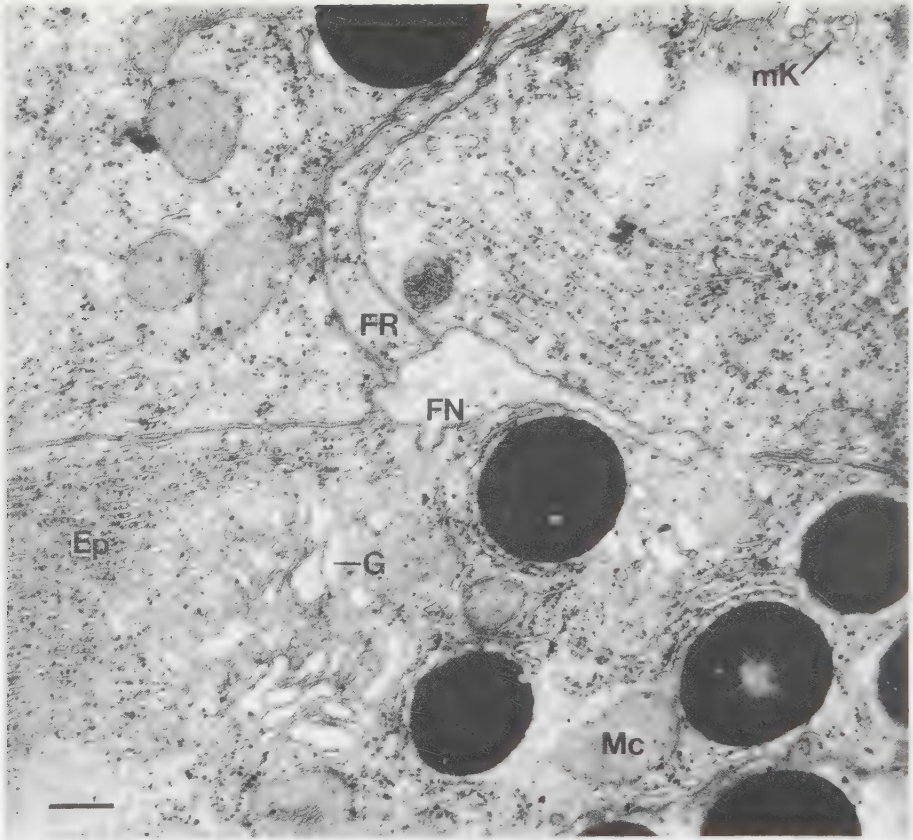


Abb.37: Dieser Retinulazellfortsatz (FR) hat lediglich mit einem Nebenzellfortsatz (FN) Kontakt. Ep = Ergastroplasma, G = Golgi-Apparat, Mc = Mitochondrium, mK = multivesikulärer Körper. (Maßbalken 0.25 μ m).

2.3.1.2. Rhabdomere, Aufbau und Fusionssysteme

Die Rhabdomere bestehen aus gestapelten Mikrovilli mit bestimmten Streichrichtungen. Die Mikrovillidurchmesser betragen ca. 65 nm. In den peripheren Sehzellen 1-6 sind die Mikrovilli in den Rhabdomeren so angeordnet, daß sie senkrecht zur inneren Zellmembran der entsprechenden Zelle stehen, also zur zentralen Retinulazelle hin orientiert sind. Dabei liegen nicht immer alle Mikrovilli eines Rhabdomers streng parallel zueinander. Der Ordnungsgrad der Mikrovilli ist um so größer, je geradflächiger die Berührungsebene des Rhabdomers einer peripheren Retinulazelle mit der achten zentralen Zelle ist. Bei geradflächigen Berührungsebenen liegen die Mikrovilli parallel zueinander und divergieren lediglich an Rhabdomerschultern (Abb. 22, 32). Bei parabolisch gewölbten Berührungsebenen, wie sie teilweise zu beobachten sind, konvergieren die Rhabdomermikrovilli benachbarter peripherer Retinulazellen (Abb. 22). Die Fusionsfläche der Rhabdomere 1 und 6 ist auffällig größer als die der anderen peripheren Sinneszellen des Ommatidiums (Abb. 22, 32).

Die Ommatidien des Bautyps A lassen sich nach Konstruktionsmerkmalen in Gruppen einteilen. Prinzipiell sind die Retinulazellen bei allen A-Typen in gleicher Weise angeordnet; die Unterschiede betreffen Fusionsbeziehungen und Mikrovillistreichrichtungen der Rhabdomere. Einerseits unterscheiden sich die Rhabdomerwinkel zwischen den eine

Funktionseinheit bildenden Zellen 7 und 8, und andererseits unterscheiden sich die Fusionsysteme, die durch die Verschmelzung von jeweils drei Rhabdomeren der peripheren Sinneszellen mit den beiden zentralen Sinneszellen entstehen. In der folgenden näheren Beschreibung und in den Skizzen sind als Mikrovillistreichrichtungen die aus den EM-Bildern ersichtlichen Tendenzen angegeben bzw. eingezeichnet, während die Winkelangaben Mittelwerte aus jeweils zehn gemessenen Mikrovillirichtungen pro Rhabdomer und Profil über dessen gesamter Breite wiedergeben. Divergenzen der Mikrovilli, Krümmungen und andere Unregelmäßigkeiten gingen mit in die Messungen ein.

Winkelstellungen zwischen der zentralen Retinulazelle Nr. 8 und dem zentralen Anteil der Retinulazelle Nr. 7:

1. Die Rhabdomere dieser Zellen verlaufen annähernd parallel (Abb. 39 a).
2. Die Rhabdomere dieser Zellen sind um ca. 90° verdreht (Abb. 39 b).

Auch die Beziehung des Rhabdomers der 8. Sehzelle zu denen des peripheren Retinulazellmantels ist nicht einheitlich. Grundsätzlich ist das 8. Rhabdomer mit drei peripheren Rhabdomeren verschmolzen. Unterschiedlich sind dabei die an der Fusion beteiligten Rhabdomere und damit die Winkel der entsprechenden Rhabdomermikrovilli zueinander.

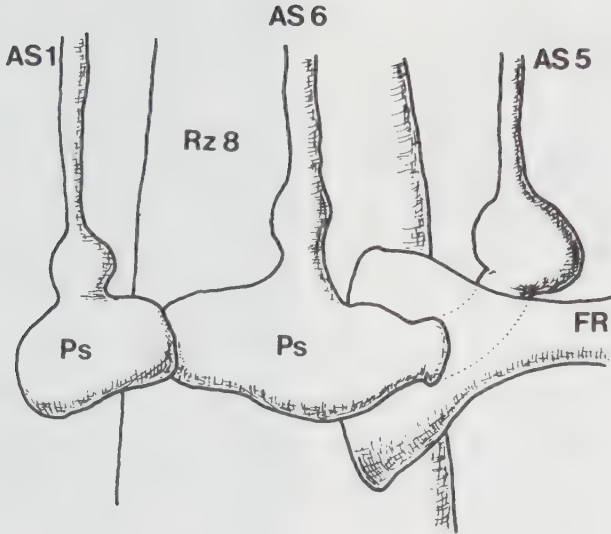


Abb.38: Das von den Semperzellausläufern AS 5 und AS 6 gebildete Pigmentsäckchen (Ps) durchdringt den Fortsatz (FR) der Retinulazelle Rz 8.

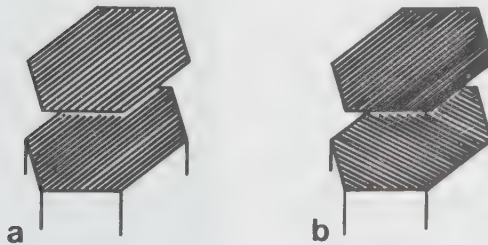


Abb.39 (a,b): Die Rhabdomere der Retinulazellen 7 und 8 sind annähernd parallel orientiert (a) bzw. um ca.90° verdreht (b).

Bei Ommatidientyp A sind drei zu unterscheidende Fusions-systeme zu beobachten:

1. Das zentrale Rhabdomer R 8 ist mit den peripheren Rhabdomeren 1, 2, 3 unter den mittleren Mikrovillistreichrichtungen von $50,0^\circ$, $11,0^\circ$ und $48,2^\circ$ verschmolzen (Abb. 40 b). Die Mikrovilli von R 2 und R 8 verlaufen annähernd parallel (Abb. 40 a).

2. Rhabdomer 8 ist mit den Rhabdomeren 2, 3 und 4 verschmolzen. Die mittleren Winkel betragen $46,5^\circ$, $39,3^\circ$ und $99,4^\circ$ (Abb. 40 d).

Parallel orientierte Mikrovilli treten in diesem System nicht auf (Abb. 40c).

3. Rhabdomer 8 ist mit den Rhabdomeren 2, 3 und 4 unter mittleren Streichrichtungen von $45,9^\circ$, $8,3^\circ$ und $69,1^\circ$ verschmolzen (Abb. 40f).

Die Mikrovilli von R 2 und R 8 verlaufen annähernd parallel (Abb. 40e).

Um die Frage nach einer Verdrillung der Rhabdomere (Twisten) beantworten zu können, wurden die gemessenen Mikrovillistreichrichtungen aus acht Querprofilen eines Randommatidiums bzw. fünf Querprofile eines Ommatidiums des mittleren Augenbereiches von Zelle zu Zelle verglichen. Auch hier wurden die Mittelwerte der Mikrovillistreichrichtungen ermittelt und in Abhängigkeit von Zelle und jeweiliger Tiefe aufgetragen (Abb. 41). Die untypischen Kurven zeigen, daß die Rhabdomere der gemessenen Ommatidien des A-Typs nicht

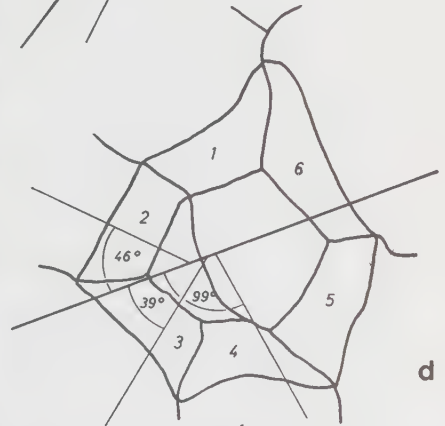
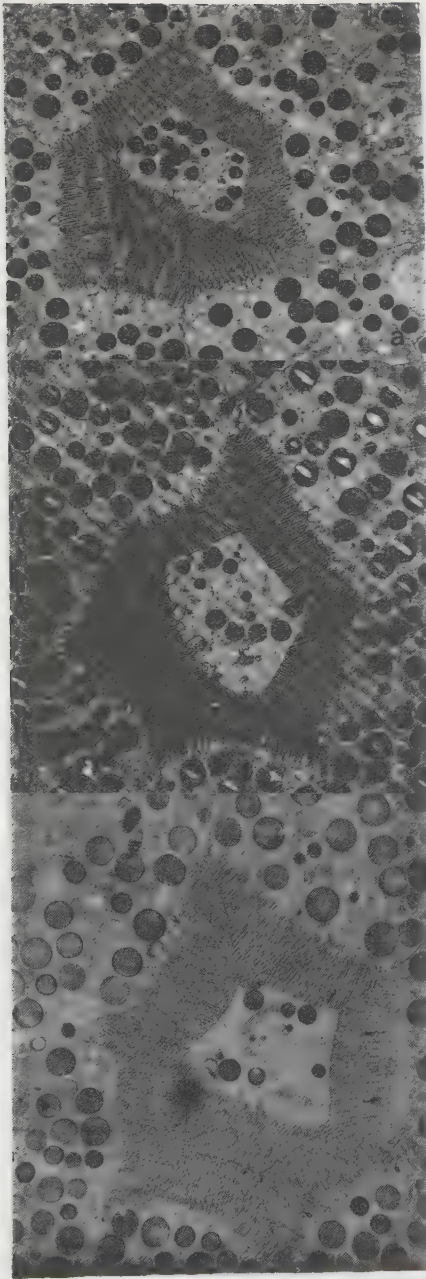


Abb.40(a-f): Die Querschnitte (a,c,e) zeigen die drei Fusionsmöglichkeiten des Rhabdomers der Retinulazelle 8. In die Skizzen (b,d,f) sind dazu die mittleren Winkel der Mikrovillistreichrichtung eingetragen. Sie wurden aus den jeweiligen Querschnittserien ermittelt und beziehen sich auf die Streichrichtung von Rhabdomer 8.

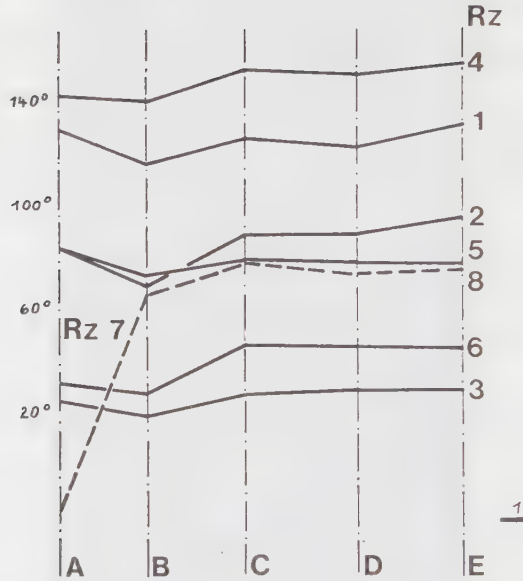


Abb.41: Die Kurven veranschaulichen die von Profil zu Profil abweichenden mittleren Winkel der Mikrovillistreichrichtungen für jede Retinulazelle eines Ommatidiums.

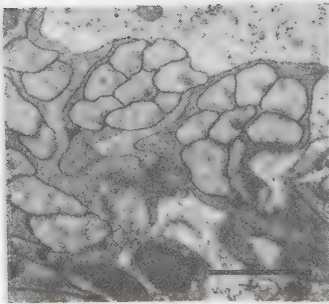


Abb.42

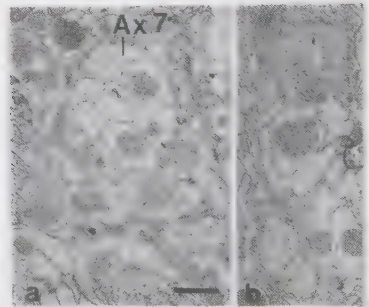


Abb.43

Abb.42: In jedem Axonbündel verlaufen entsprechend der Anordnung der Retinulazellen im Ommatidium acht Axone (Maßbalken 1 μ m).

Abb.43 (a,b): Der Durchmesser der Axonbündel nimmt zu, wobei die Dickenzunahme der einzelnen Axone nicht gleich ist. (Maßbalken 1 μ m).

twisten. Weitere Winkelmessungen wurden nicht durchgeführt, denn in allen gesichteten Serien von EM-Querschnittsbildern wichen die im ringförmig geschlossenen Rhabdom gut zu vergleichenden Mikrovillistreichrichtungen kaum voneinander ab; die Ommatidienquerschnitte erscheinen recht einheitlich und zeigen keine weiteren Auffälligkeiten.

Jedes Ommatidium entsendet ein geschlossenes Bündel von acht Axonen in der Anordnung der acht Retinulazellen (Abb. 42). Auf Grund ihres gewundenen Verlaufes sind sie jeweils nur über kurze Abschnitte zu verfolgen. Ihre Durchmesser betragen etwa $0,8 - 1,0 \mu\text{m}$. Nach Eintritt in den Lobus opticus nehmen die Axonbündel mit Durchmessern von $2,0 - 3,0 \mu\text{m}$ insgesamt beträchtlich an Dicke zu, wobei zwischen den einzelnen Axonen oftmals große Unterschiede im Durchmesser festzustellen sind (Abb. 43 a, b). In manchen Axonbündeln spiegelt sich die Anordnung der Retinulazellen, indem ein Axon keinen Berührungskontakt zum zentralen Axon zeigt, entsprechend der Lagebeziehung zwischen den Retinulazellen 7 und 8 (Abb. 43 a). Eine Verdickung des Axons Ax 8 ist häufig zu beobachten (Abb. 43 b).

Im Vergleich zu den in der Untersuchung von Brammer (1970) abgebildeten Axonen von *Aedes aegypti* fällt auf, daß die Axonbündel adulter Psychodiden interessanterweise denen der Gelbfiebertücken gleichen. Die Axonbündel adulter Gelbfiebertücken gleichen den Axonbündeln der Psychodiden lediglich vor und beim Austritt aus dem Ommatidienverband.

2.3.2. Rezeptorbereich des B-Typs, Beschreibung der vom A-Typ abweichenden Merkmale

Die Ommatidien des Typs B unterscheiden sich vom Bautyp A prinzipiell in drei Punkten:

- a) Bau und Beziehung von 7. und 8. Retinulazelle
- b) Lage und Fusion des Rhabdomers der 7. Retinulazelle
- c) Beziehung des Fortsatzes der 8. Retinulazelle zu Nebenzellen

In anderen Baueigenschaften- und Elementen gleichen sich beide Ommatidientypen. Hier sollen deshalb die vom Bautyp A abweichenden Strukturen beschrieben werden.

Die peripher lokalisierte 7. Retinulazelle bildet apikal keine Zellbrücke zum Ommatidienzentrum, so daß die für Dipteren typische Tandemstellung von 7. und 8. Retinulazelle nicht zustande kommt. Die Retinulazelle Nr. 8 grenzt deshalb distal direkt an die Semperschen Zellen und hat, im Unterschied zu Typ A, ein gleich langes Rhabdomer wie die anderen Retinulazellen des Ommatidiums. Beide Ommatidientypen sind in Abbildung 44 im gleichen Längsschnitt gut zu vergleichen.

Die 7. Retinulazelle ist wie im A-Typ in den Zellkranz der Retinulazellen 1-6 keilförmig eingeschoben. Sie ist jedoch wesentlich kompakter, wie Querschnittsbilder deutlich zeigen (Abb. 45).

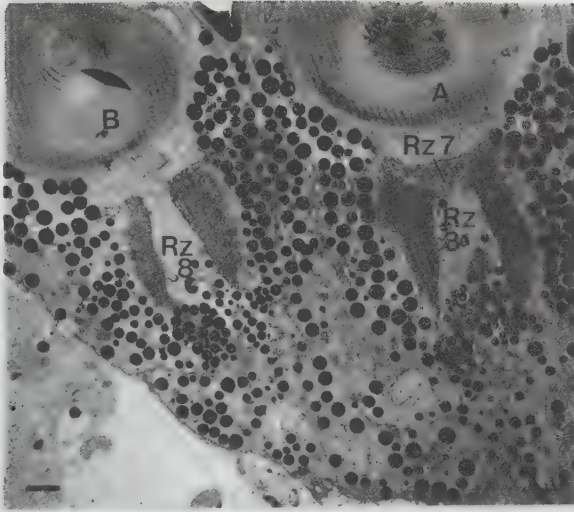


Abb.44: Die Ommatidientypen A und B im Längsschnitt. Typ A mit Retinulazelle Rz 7 und Rz 8 in Tandemstellung. Im B-Typ nimmt nur die Retinulazelle Rz 8 die zentrale Position ein. (Maßbalken 2 μm).

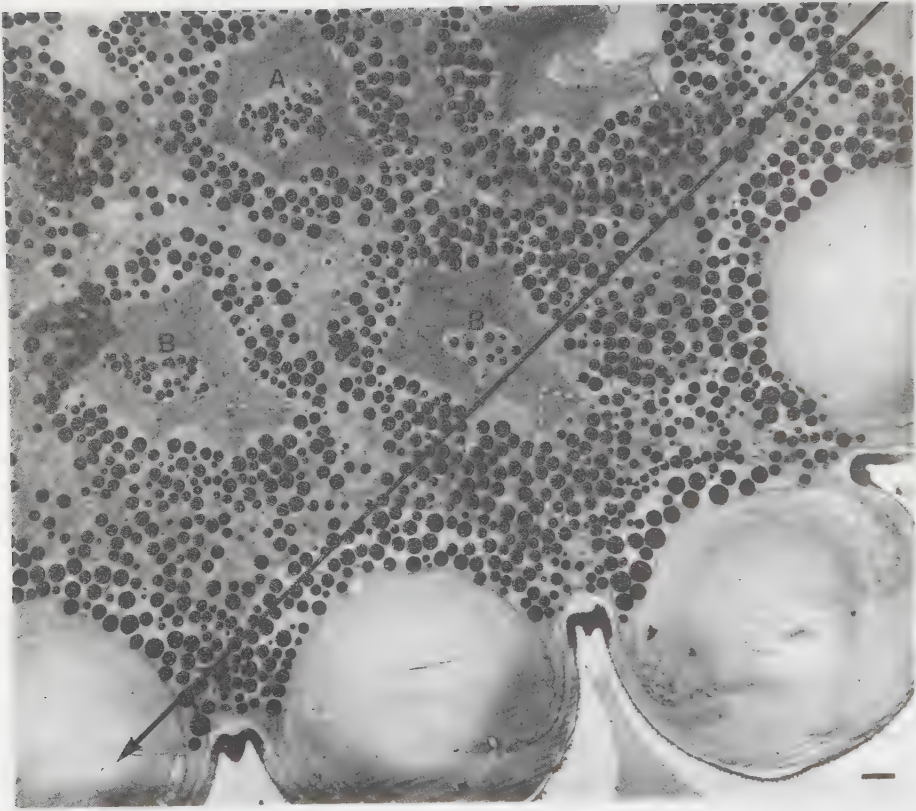


Abb.45: Die Ommatidientypen A und B im Querschnitt. Balken: Die Lotrechte bei natürlicher Kopfhaltung. Punktlinie: Umrisse der Retinulazellen Rz 7 zum Größenvergleich im A- und B-Typ. (Maßbalken 2 µm).

Die Mittelwerte der Zellflächen, die in einem Ommatidium aus je vier Profilen pro Retinulazelle gewonnen wurden lassen erkennen, daß im Bautyp B die 7. Retinulazelle größtmäßig mit den peripheren Retinulazellen 1-6 vergleichbar ist (Abb. 46).

Die 7. Retinulazelle hat im Gegensatz zu Typ A ein vollständig entwickeltes Rhabdomer R 7 über die gesamte Rhabdomhöhe. Die Rhabdomere aller Retinulazellen R 1 - R 8 sind damit im Typ B gleich lang. Das Rhabdomer R 7 ist mit den Rhabdomeren R 1 und R 6 verschmolzen (Abb. 47). Die Fusionsverhältnisse der anderen Rhabdomere ähneln, wenn auch unter anderen Winkeln, denen im Ommatidientyp A.

Auch im Ommatidientyp B treten Variationen auf, die die Streichrichtung der Mikrovilli betreffen.

1. Die Rhabdomere R 3, R 7 und R 8 sind annähernd parallel orientiert. Senkrecht dazu ist die fusionierte Einheit der Rhabdomere R 1, R 2, R 5 und R 6 ausgerichtet (Abb. 48 a,b). Mit einem mittleren Winkel von ca. 50° liegt die Streichrichtung der Mikrovilli von R 4 diagonal zwischen den orthogonal orientierten Rhabdomeren (Abb. 48 a,b).
2. Abweichend von 1. sind die Rhabdomere R 3 und R 7 nicht parallel zu R 8 orientiert (Abb. 47).
3. Es konnte beobachtet werden, daß die 7. Retinulazelle, deren Rhabdomer mit R 1 und R 6 eine Fusionseinheit bildet, sich in einigen Fällen in einem kurzen distalen Abschnitt mit dem keilförmigen Rhabdomer R 7 der zentra-

	Rz 1	Rz 2	Rz 3	Rz 4	Rz 5	Rz 6	Rz 7	Rz 8
A	29.95	36.68	30,20	36.40	27.97	28.87	33.64	7.70
B	27.57	37.32	27.51	33.14	29.19	31.74	34.04	9.92
C	27.00	36.73	27.24	30.36	31.05	36.10	26.67	17.45
D	28.04	33.84	25.30	27.92	27.68	34.84	26.75	18.08
E	112.56	144.57	110.25	127.82	115.89	131.55	121.10	53.15
Mittel- werte	28.14	36.14	27.56	31.96	28.97	32.89	30.28	13.29

Abb.46: Die Mittelwerte der Retinulazellflächen Rz 1 - Rz 8 des B-Typs aus je vier Profilen pro Zelle. (Maße in μm^2).

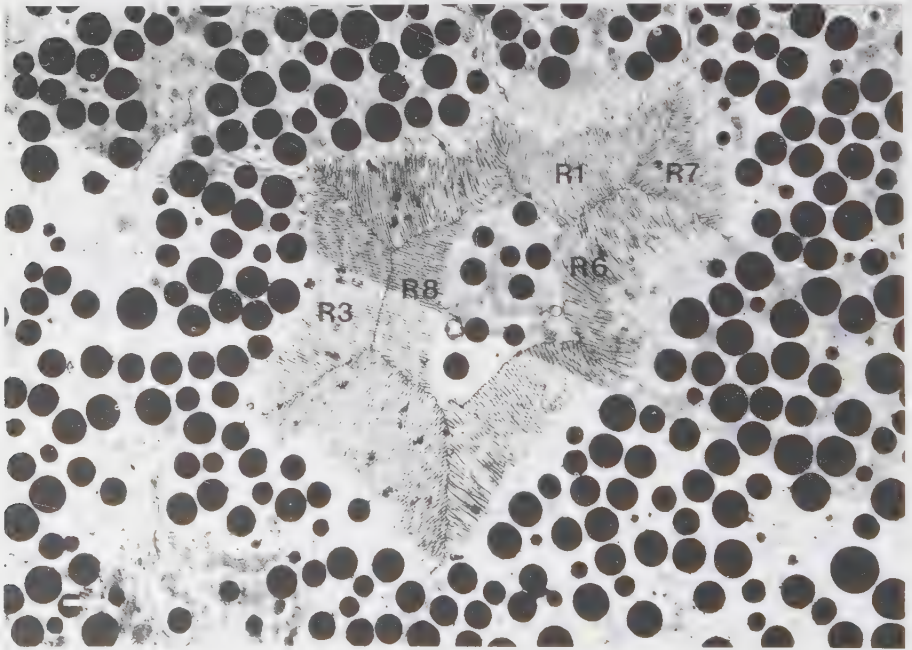
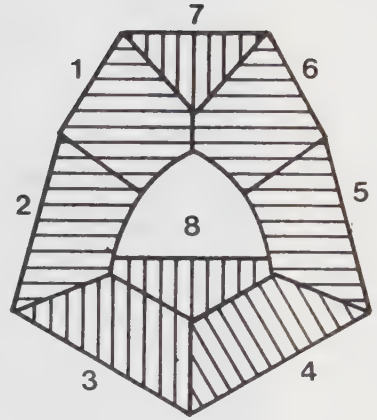
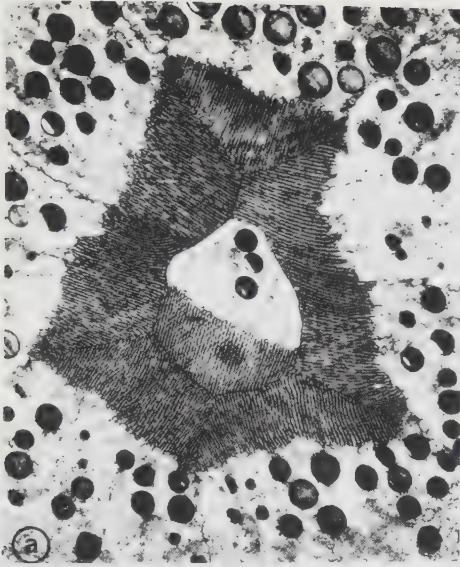
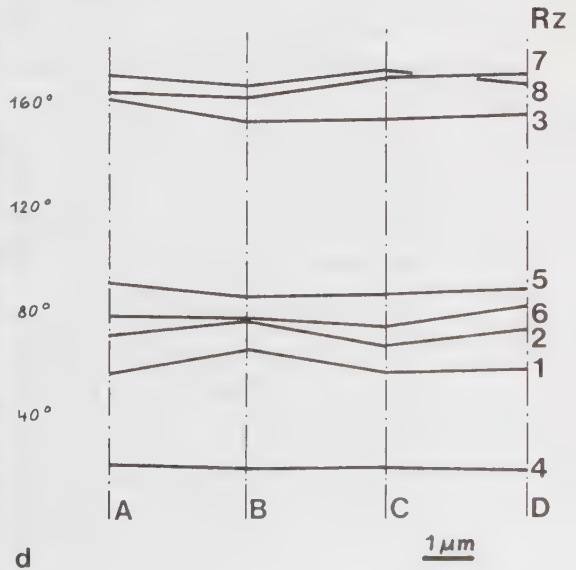
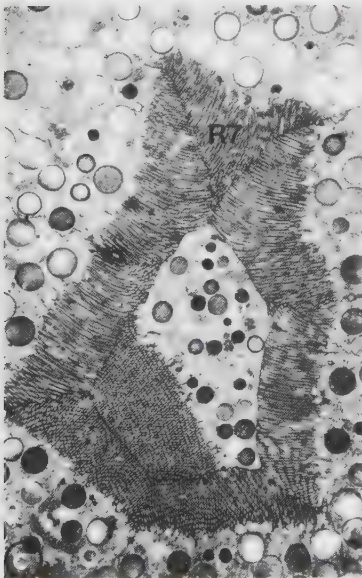


Abb.47: Querschnitt durch das Rhabdom eines Ommatidiums Typ B. Rhabdomer R 7 bildet mit R 1 und R 6 ein Fusionssystem. (Maßbalken 1 μm).



b

Abb.48 (a-d): a) Parallelorientierung der Rhabdomere R 3, R 7 und R 8 in EM-Aufnahme und b) schematische Darstellung. c) Das Rhabdomer R 7 ist zwischen R 1 und R 6 eingeschoben. d) Die Kurven repräsentieren die Mikrovillistreichrichtungen der Rhabdomere eines B-Typ-Ommatidiums. Aufgetragen wurden die mittleren Winkel pro Zelle und Profil (n = 10).



d

len Retinulazelle nähert, sie teilweise sogar berührt und wieder einen zunehmend größeren Abstand zu ihr einnimmt.

In diesem Abschnitt sind die ansonsten miteinander fusionierten Rhabdomere R 1 und R 6 durch R 7 vollständig oder fast auseinandergedrängt (Abb. 48 c).

Die mittleren Mikrovilliwinkel pro Zelle und Profil wurden als Kurven dargestellt, um die Verdrillung der Rhabdomere im B-Typ beurteilen zu können. Auch hier ist die "Twistkurve" unspezifisch, ein Twisten liegt nicht vor (Abb.48 d).

Ein Zellfortsatz der 8. Retinulazelle zur 2. Retinulazelle eines benachbarten Ommatidiums, wie er für den A-Typ nachgewiesen werden konnte, ist auch im B-Typ vorhanden (Abb. 49). Im Unterschied zum A-Typ verläuft an der morphologischen Kontaktstelle am Ende des Zellfortsatzes jedoch kein Ausläufer einer Nebenzelle.

2.4. Lokalisierung der Ommatidientypen A und B im Komplexauge

Die im Komplexauge von *Psychoda cinerea* BANKS identifizierten Ommatidientypen A und B wurden in ein von Gemperlein (1969) beschriebenes lineares d-, v- Koordinatensystem übertragen. Als Maßstab gelten darin die Facetten. Die Augenbogensysteme d (dorsal) und v (ventral) repräsentieren zwei unabhängige Richtungen (Abb.50), deren Zentren den Ursprüngen des Koordinatensystems entsprechen. Wie auch Abbildung 4 zeigt, lassen sich die Augenbögen über das

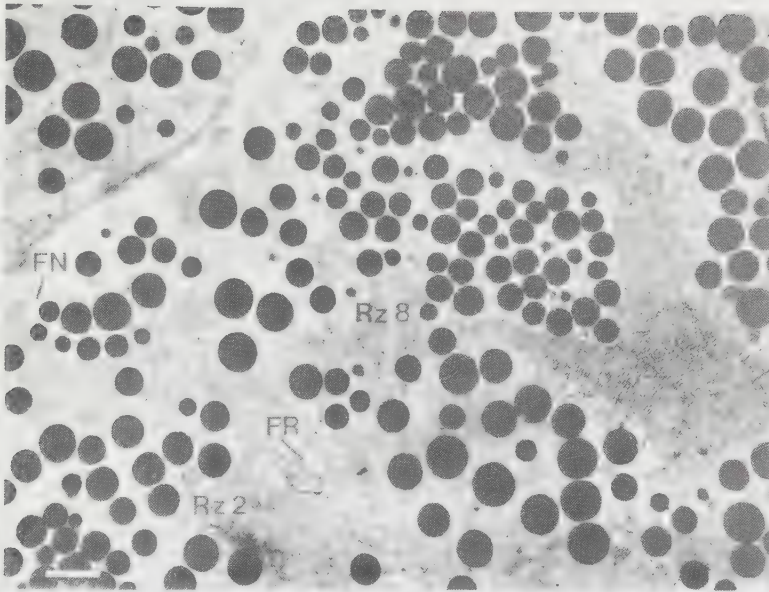


Abb.49: Auch im B-Typ berührt ein Fortsatz (FR) der 8. Retinulazelle (Rz 8) die 2. Retinulazelle (Rz 2) des Nachbarommatidiums. FN = Fortsatz einer Nebenzellenzelle. (Maßbalken 1 μ m).

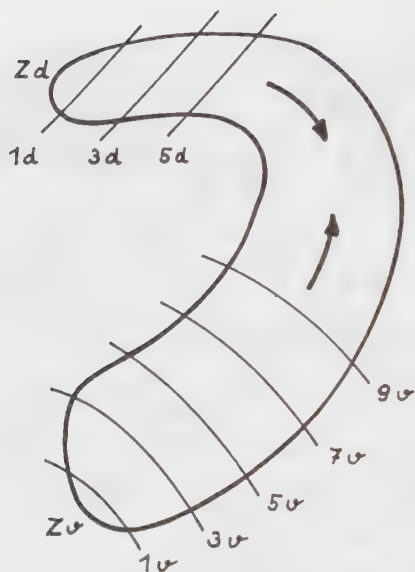


Abb. 50: Dorsale (d) und ventrale (v) Augenbögen, gezählt von ihren Zentren (Z_d, Z_v), sind zwei unabhängige Richtungen eines linearen Koordinatensystems zur ebenen Darstellung des Komplexauges (nach Gempertlein 1969).

durch die Gestalt des Auges bedingte ommatidienfreie Feld hinweg fortsetzen, so daß die Facetten der Augenbrücke über einen fiktiven Augenteil hinweg mit den Facetten des ventro-lateralen Auges kommunizieren. Auf diese Weise sind die Zentren der dorsalen und ventralen Augenbögen klar zu erkennen (Abb. 4, 50). Aus überlappenden Schnittserien wurden die Ommatidien identifiziert und in das Koordinatensystem übertragen. Es entstand so eine zweidimensionale

komplette Augenkarte mit der Verteilung der Ommatidientypen A und B, wobei die A-Typen durch Punkte, die B-Typen durch Kreise dargestellt sind (Abb. 51).

Im dorsalen Teil des Komplexauges sind ausschließlich Ommatidien vom A-Typ lokalisiert. Der ventrale Augenteil wird fast nur von B-Typen eingenommen. Am unteren äußeren Augenrand sind in einer Reihe stets vier weitere A-Typen zu finden (Abb. 51), mit den Koordinaten d/v: 17/1, 17/2, 17/3, 17/4 (bei siebzehn d-Augenbögen). Diese Verhältnisse wurden an fünf Individuen festgestellt und durch zahlreiche weitere Beobachtungen bestätigt. Die scharfe Grenzlinie zwischen den A- und B-Typ-Ommatidien schwankt individuell, liegt jedoch stets in einer umrissenen schmalen Zone des Komplexauges (Abb. 52 a), wie sich beim Vergleich mehrerer Psychodiden herausstellte. Aus der Augenumrißkarte (Abb. 52 a) ist ersichtlich, daß am Augenvorderrand keine individuellen Abweichungen der Trennungslinien zwischen den Ommatidientypen auftreten. Auch Größe und Form des Komplexauges unterliegen einer gewissen Schwankung, denn die Facettenzahl pro Facettenreihe ist nicht konstant, woraus die bereits erwähnte Abweichung der Gesamtfacettenzahl im Komplexauge herrührt (Abb. 52 a, b) (siehe Kapitel "Habitus der Komplexaugen").

Die Augenbögen der untersuchten Psychodiden waren aber immer von Augenrand zu Augenrand durchlaufend (bzw. durchlaufend zu konstruieren). Sogenannte "Augenfehler", bei denen



Abb. 51: Augenkarte des linken Komplexauges von *Psychoda cinerea*, weiblich, mit der Verteilung der Ommatidien des A- und B-Typs. Punkt = A-Typ, Kreis = B-Typ.

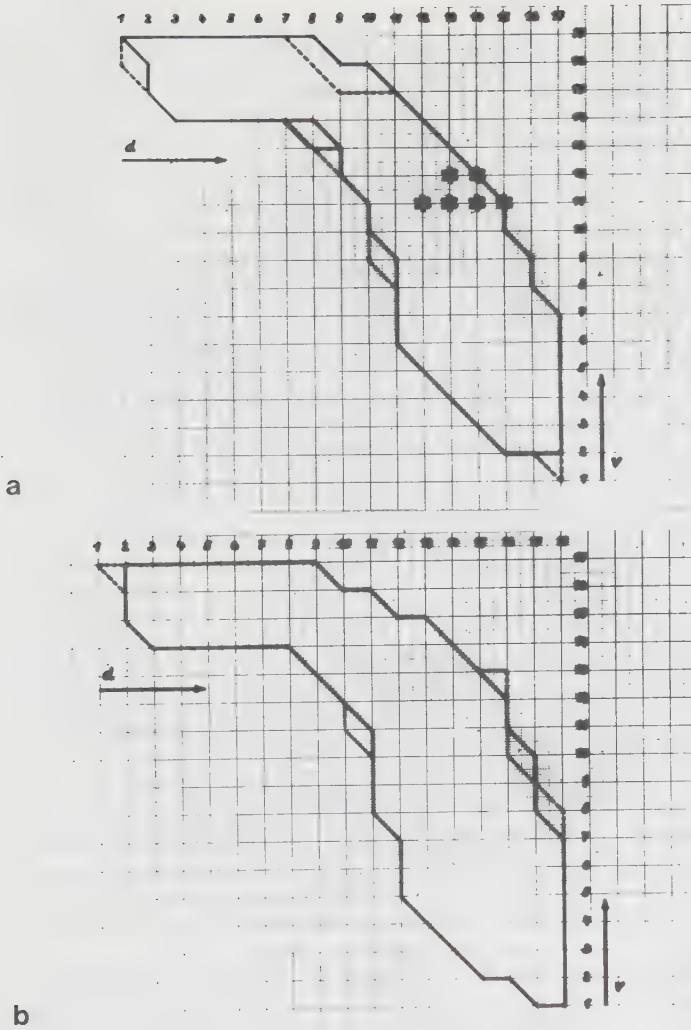


Abb. 52 (a,b): Augenumrißkarten mit individuellen Abweichungen von je drei Schmetterlingsmücken (Abweichungen von ausgezogener Umrißlinie gepunktet bzw. gestrichelt).
a) Weiblich. Die Augenzone, in der A- oder B-Typ-Ommatidien auftreten können, ist durch Sterne markiert. b) Männlich.

Augenbögen unterbrochen oder unvollständig sind und andere Unregelmäßigkeiten in der Facettenanordnung treten um so gehäuft auf, je "kugelig" die Gestalt eines Komplexauges ist. Dies ist geometrisch bedingt, denn ein kugelkappenähnlicher Körper kann nicht von einem vollständigen Netz von Facettenreihen überzogen sein. So kann man bei Insekten mit kugelförmigen Augen einerseits einen hohen Ordnungsgrad der Facettenreihen finden, andererseits Bezirke des gleichen Auges, in denen die Facetten unregelmäßige Mosaikflächen bilden. Derartige bedingte Fehlstellen sind beim wulstförmigen Komplexauge von *Psychoda cinerea* nicht zu erwarten - alle Ommatidien lassen sich eindeutig mit Koordinaten bezeichnen.

2.5. Adaptationserscheinungen

2.5.1. Pigmentverschiebungen

Über Adaptationsvorgänge in Komplexaugen gibt es zahlreiche Untersuchungen, eine umfassende Übersicht liefert Autrum (1980).

Nach Kolb und Autrum (1972) sind für sinnvolle Vergleiche von Hell- und Dunkeladaptation gleiche Adaptationszustände aller Ommatidien zu fordern. Wie bereits unter "Material und Methoden" ausführlicher dargestellt, ist das Komplexauge von *Psychoda cinerea* auf Grund seiner Winzigkeit und Form sowie der Position des Kopfes weniger gut für exakte

Adaptationsversuche geeignet. Im Verlauf der vorliegenden Arbeit fielen beim Vergleichen von Längs- und Querschnittsbildern immer wieder recht unterschiedliche Pigmentverteilungen in den Retinulazellen auf. Bisher wurden für akone Appositionsaugen keine Pigmentverschiebungen in den Retinulazellen nachgewiesen (Eckert 1968, nach Autrum 1980). Auf Grund der vorliegenden Bilder, zum Beispiel Abbildung 53, in denen eine unterschiedliche Verteilung der Pigmentgranula in den Sehzellen ganz offensichtlich zum Ausdruck kommt, sollte die Problematik der Pigmentwanderung nicht aus der Untersuchung ausgeklammert werden. So wurden bei drei Ommatidien in jedem Profil für jede Retinulazelle die Summe der Pigmentanschnitte zur jeweiligen Zellfläche ins Verhältnis gesetzt, um die so errechneten Schwärzungsgrade zu vergleichen. Weiter wurden in jeder Retinulazelle pro Profil die Abstände der Pigmentgranula von den Rhabdomeren ermittelt. Obwohl innerhalb eines Profils von Zelle zu Zelle zum Teil große Unterschiede der Pigmentverteilung und der Pigmentdichte festgestellt wurden, ergaben sich beim Vergleich der gesamten Retinulazelle nur geringfügige Unterschiede, die für einen Nachweis von vertikalen und horizontalen Pigmentverschiebungen in den peripheren Retinulazellen Rz 1 - Rz 6 nicht ausreichend waren.

Alle Messungen zeigten eindeutig, daß die Pigmentdichte in den Retinulazellen Rz 1 - Rz 7 von distal nach proximal abnimmt und eine umgekehrte Tendenz bei Rz 8 zu verzeichnen ist. In Abbildung 54 ist die Pigmentdichte als

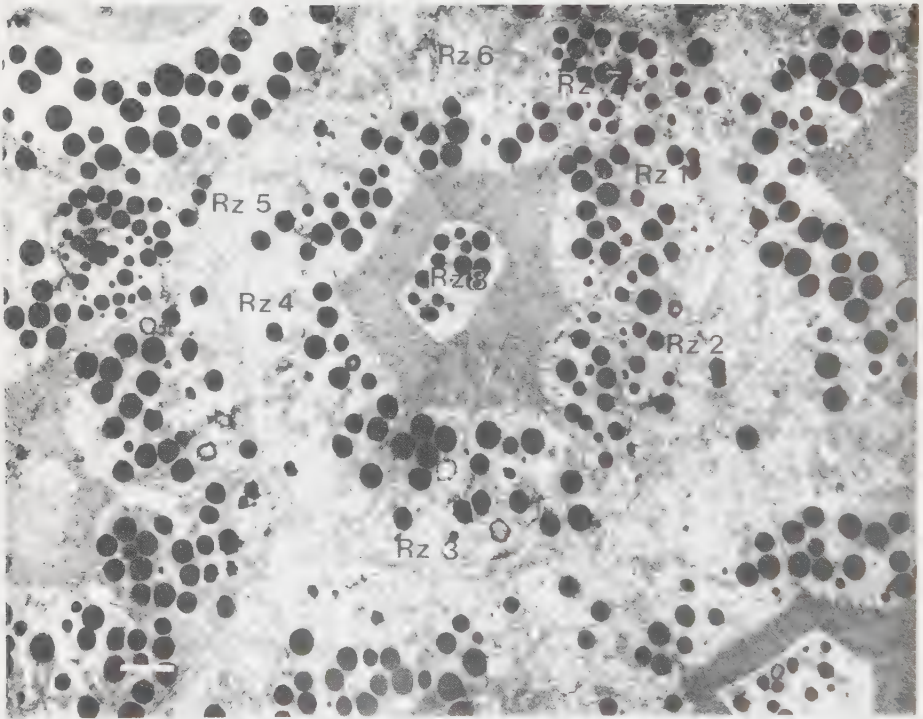


Abb.53: Querschnitt. Die Pigmentverteilung und Pigmentdichte in den Retinulazellen ist unterschiedlich. Dies ist keine auf eine schräge Schnittebene zurückzuführende Erscheinung, wie an der Pigmentverteilung in den angrenzenden Retinulazellen benachbarter Ommatidien festzustellen ist. Rz = Retinulazelle. (Maßbalken 2 μ m).

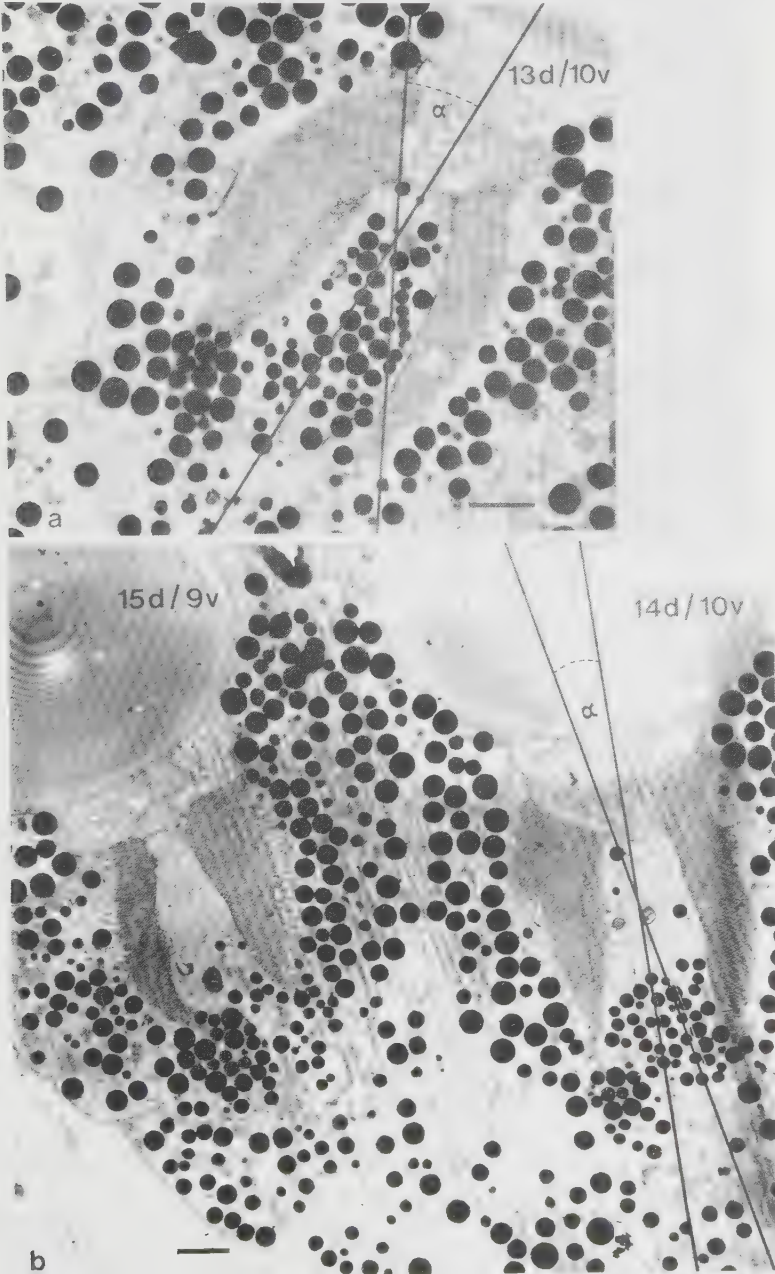
Quotient aus Gesamtpigmentfläche pro Zellfläche (abzüglich der Rhabdomere) zum Ausdruck gebracht.

	Rz 1	Rz 2	Rz 3	Rz 4	Rz 5	Rz 6	Rz 7	Rz 8
A	$\frac{8.95}{27.55}$	$\frac{8.36}{22.01}$	$\frac{10.49}{34.56}$	$\frac{8.90}{30.59}$	$\frac{8.62}{23.77}$	$\frac{6.08}{30.33}$	$\frac{5.43}{13.66}$	-
PD:	0.32	0.38	0.30	0.29	0.36	0.20	0.40	
B	$\frac{6.91}{27.21}$	$\frac{6.88}{24.82}$	$\frac{8.27}{32.90}$	$\frac{8.29}{32.02}$	$\frac{6.05}{25.58}$	$\frac{6.39}{31.08}$	$\frac{2.60}{10.65}$	$\frac{0.64}{3.82}$
PD:	0.25	0.28	0.25	0.26	0.24	0.21	0.24	0.17
C	$\frac{3.71}{24.18}$	$\frac{6.11}{24.10}$	$\frac{5.98}{27.53}$	$\frac{5.97}{30.94}$	$\frac{4.36}{29.23}$	$\frac{5.73}{29.93}$	$\frac{2.24}{8.04}$	$\frac{1.14}{4.58}$
PD:	0.15	0.25	0.22	0.19	0.15	0.19	0.28	0.25
D	$\frac{2.96}{29.21}$	$\frac{5.07}{19.89}$	$\frac{4.32}{21.41}$	$\frac{3.35}{22.83}$	$\frac{3.73}{21.75}$	$\frac{4.73}{24.00}$	$\frac{0.92}{5.71}$	$\frac{1.74}{6.70}$
PD:	0.10	0.25	0.20	0.15	0.17	0.20	0.16	0.26
E	$\frac{3.29}{21.90}$	$\frac{4.93}{22.10}$	$\frac{5.74}{23.54}$	$\frac{4.51}{26.37}$	$\frac{3.33}{23.87}$	$\frac{3.61}{28.29}$	$\frac{0.43}{6.35}$	$\frac{3.20}{11.91}$
PD:	0.15	0.22	0.24	0.17	0.14	0.13	0.07	0.27

Abb.54: Die Pigmentdichte (PD), dargestellt als Quotient aus Gesamtpigmentfläche pro rhabdomerfreier Zellfläche, nimmt in den Meßprofilen von distal nach proximal in den Retinulazellen Rz 1 - Rz 7 ab, während in der Retinulazelle Rz 8 eine umgekehrte Tendenz zu verzeichnen ist.

In der Retinulazelle Rz 8 scheint auf jeden Fall eine vertikale Pigmentwanderung möglich zu sein, wie Abbildung 55 (a, b) dokumentiert. Die abgebildeten Ommatidien (Koordinaten: 13d/10v, 14d/10v und 15d/9v) befinden sich im gleichen Komplexauge in unmittelbarer Nachbarschaft. Die zentrale Sehzelle ist im Ommatidium 13d/10v über die gesamte Rhabdomhöhe mit Pigmentgranula prall gefüllt, während im Ommatidium 14d/10v die Pigmentgranula der zentralen Sehzelle auf den proximalen Rhabdombereich konzentriert sind. Im Ommatidium 15d/9v (B-Typ) sind dagegen im Rhabdombereich der Retinulazelle Rz 8 nur wenige Pigmentgranula zu finden. Die unterschiedlichen Winkel zwischen artifizieller Streifung (chatter) und den jeweiligen optischen Achsen benachbarter Ommatidien, deren Bilder aus der gleichen Schnittserie stammen (Abb. 55a, b), veranschaulichen einen hohen Divergenzgrad. Die vermutlich uneinheitlichen Adaptationszustände dieser Ommatidien, die aus den auffällig voneinander abweichenden Pigmentplatzierungen sprechen, fänden damit eine Erklärung. Solch augenscheinliche Unterschiede zwischen Nachbarommatidien, wie besonders zwischen 13d/10v und 14d/10v, verdeutlichen auch die Schwierigkeit, die Komplexaugen von *Psychoda cinerea* experimentell gleichmäßig zu adaptieren.

Abb.55 (a,b): Längsschnitte. Die benachbarten Ommatidien mit den Koordinaten 13d/10v, 14d/10v und 15d/9v zeigen Unterschiede der Pigmentverteilung in der zentralen Retinulazelle Rz 8. Die Winkel α in a) und b) zwischen Ommatidienachsen und artifizieller Streifung, der aus einer geschlossenen Serie stammenden Schnitte, weisen auf die unterschiedliche Orientierung der Ommatidien im Komplex-
auge. (Maßbalken 2 μm).



2.5.2. Veränderungen von Größe und Position des Rhabdoms

Um Größenveränderungen des Rhabdoms zu erfassen, wurden die Rhabdomerflächen von dunkeladaptierten mit unspezifisch helladaptierten Psychodidenaugen verglichen. Wie von *Aedes aegypti* (Brammer und Clarin 1976) und ebenso von Insekten einiger anderer Ordnungen bekannt, verändert sich das Rhabdomvolumen in Abhängigkeit von der Beleuchtungsintensität (Literaturübersicht bei Autrum 1980). Bei *Psychoda* konnte desgleichen festgestellt werden. Abbildung 56 zeigt den Querschnitt durch ein dunkeladaptiertes Ommatidium. Neben einer Formveränderung des Rhabdoms, es wirkt rundlich im Vergleich zum eher sternförmigen helladaptierten Rhabdom (Abb. 22), ist eine Größenzunahme der Rhabdomere deutlich sichtbar. So beträgt in einem Querschnitt in mittlerer Höhe des Ommatidiums der Anteil der Rhabdomfläche an der Gesamtfläche der Retinulazellen 15,77 % nach Helladaptation, während nach Dunkeladaptation die anteilige Rhabdomfläche 27,26 % ausmacht. Die gemessenen Werte sind in Abbildung 57 (a, b) gegenübergestellt.

Auch die von akonen Komplexaugen bekannten retinomotorischen Veränderungen (Walcott 1975, Autrum 1980), bei denen sich mit abnehmender Beleuchtung die Distanz zwischen Rhabdom und Cornealinse verringert, kann bei *Psychoda* gezeigt werden. Dieser Dunkeladaptationseffekt ist in Abbildung 58 dargestellt. Das gesamte Rhabdom ist an die Cornealinse vorgerückt. Die durch die Hauptpigmentzellen gebildete Loch-

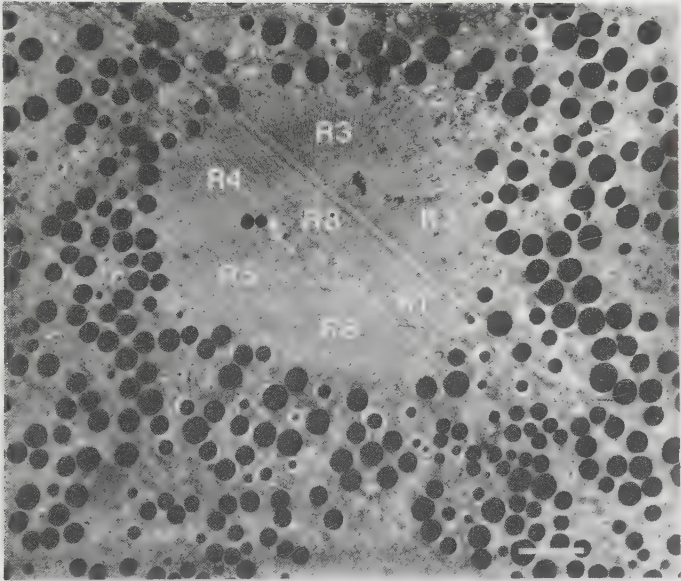


Abb.56: Querschnitt durch Ommatidium. Nach Dunkeladaptation sind die Rhabdomere (R) erheblich vergrößert. Dunkeladaptierte Psychodiden wurden nach einstündiger Vorfixierung präpariert, das Gewebe ist deshalb weniger gut erhalten (siehe Material und Methoden). (Maßbalken 2 μm).

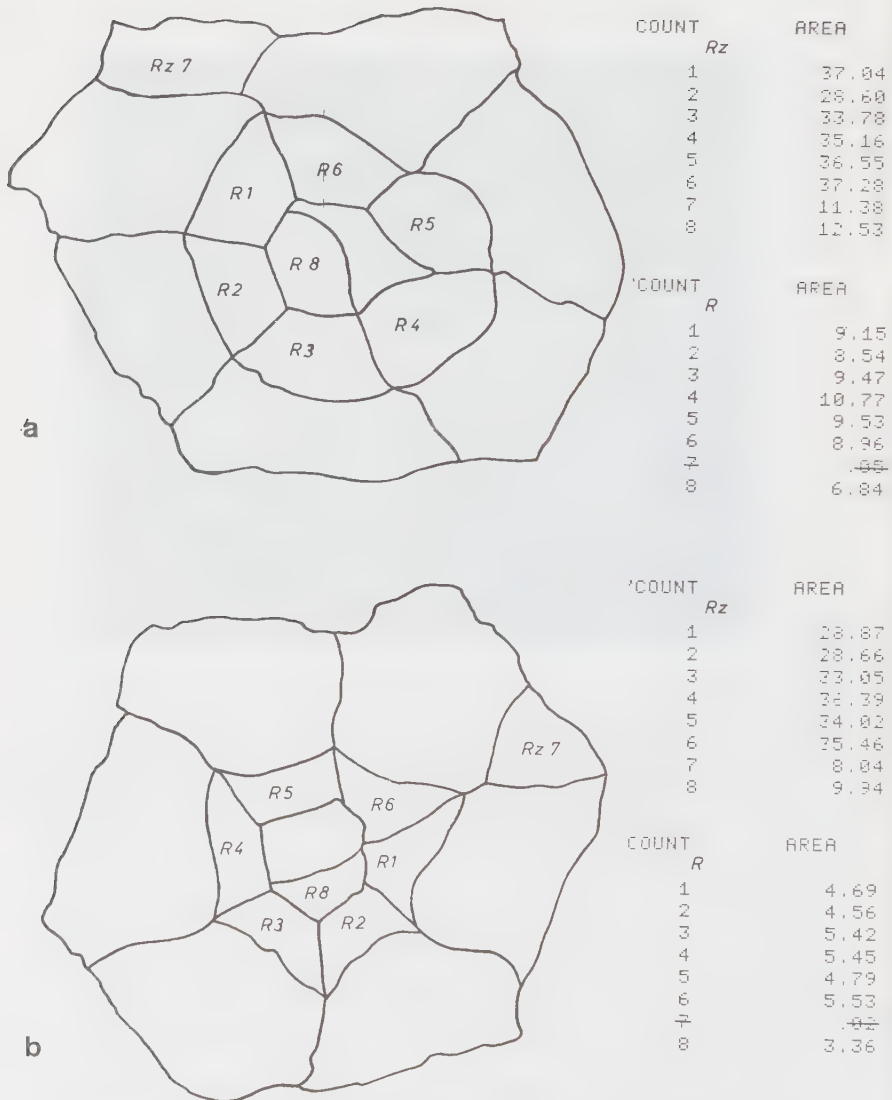


Abb.57 (a,b): Größenverhältnisse von Zellflächen (Rz 1-8) zu Rhabdomerflächen (R 1-8). Umrißzeichnungen nach Querschnittsbildern vergleichbarer Schnittebenen, Meßdaten in μm^2 .
a) Dunkeladaptiertes Rhabdom. b) Helladaptiertes Rhabdom.

blendenöffnung hat sich vergrößert, indem sich an dieser Stelle die Hauptpigmentzellen etwas von der Cornea entfernt haben. In den dadurch entstandenen Spaltraum sind die Semperschen Zellen ausgewichen, für die zwischen Cornealinse und Rhabdom, bis auf einen schmalen Saum, kein Raum mehr vorhanden ist.

Das für die Semperschen Zellen postulierte dünnflüssigere Cytoplasma (Walcott 1975) kommt diesem Mechanismus zweifellos entgegen.

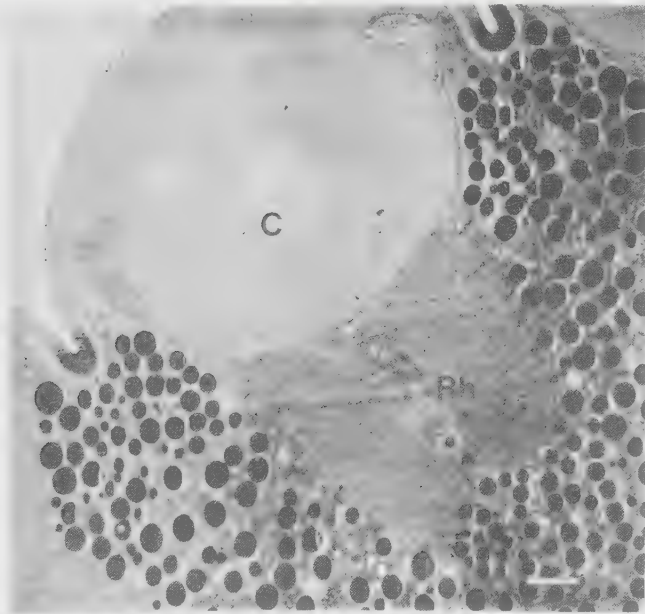


Abb.58:Längsschnitt durch Ommatidium. Bei dunkeladaptierten Psychodiden ist das gesamte Rhabdom (Rh) bis fast an die Cornea (C) verschoben. (Maßbalken 2 μ m).

3. Nachweis von vier internen Ozellen

3.1. Die Lage der Ozellen

Im vorderen Teil der Kopfkapsel wurden an der Innenseite der Komplexaugen je zwei sich in Größe und Aufbau unterscheidende Ozellen gefunden.

Der größere Ocellus I liegt etwa in Höhe der ersten und zweiten ventralen Augenbögen, der wesentlich kleinere Ocellus II nicht weit darüber im Abstand von ca. 45 μm , gemessen zwischen den Ozellenmitten, etwa in Höhe des fünften ventralen Augenbogens (siehe Abb. 4a). Die Ozellen I und II ragen in einen weiten von Tracheolen durchzogenen Hämolymphraum, der die Innenseite des Komplexauges im rostralen Abschnitt begrenzt. In Abbildung 59 sind die Lagebeziehungen der Ozellen innerhalb der Kopfkapsel schematisch wiedergegeben. Das Integument der Kopfunterseite, die bei natürlicher Kopfhaltung des Insekts nach hinten weist, besteht zum großen Teil aus einer durchscheinenden Kutikulamembran. Die untergelagerten Hypodermiszellen sind organellenarm und manchmal äußerst flach, so daß ebenso wie bei den bereits bekannten subepithelialen Lichtsinnesorganen, ein Lichtdurchtritt durch das Integument in dieser Zone für möglich angesehen werden kann (Abb. 60 a, b).

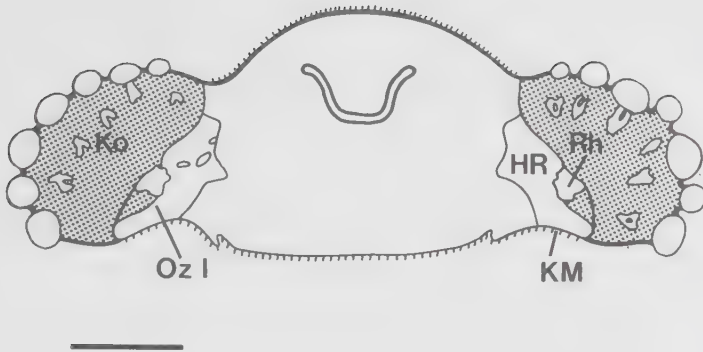


Abb. 59: Horizontalschnitt durch den Kopf von *Psychoda cinerea*. Hinter den Ozellen I (OzI) liegen im Abstand von ca. 45 μ m die kleineren Ozellen II (nach Semidünnschnitten). HR = Hämolympfraum, KM = Kutikulamembran, Ko = Komplexauge, Rh = Rhabdom (des Ocellus). (Maßbalken 0.05 mm).

3.2. Zur Morphologie der Ozellen

3.2.1. Interner Ocellus I

Ocellus I besteht aus insgesamt sieben Sinneszellen, die sich in Schnittbildern als umgrenzter Komplex von den unter der Basalmembran des Facettenauges liegenden Gliazellen deutlich abheben (Abb. 60a). So fällt auf, daß bei artifizellen Ausspülungen der Pigmentgranula, wie sie aus verschiedenen Gründen auftreten können, die pigmentierten Ocellarzellen im Kontrast zu allen umliegenden Zellen nicht davon betroffen sind (Abb. 61). Wenn aber die akzessorischen Pigmente des Ocellus andere Löslichkeitseigenschaften zeigen als die Schirmpigmente der Komplexaugen, liegen möglicherweise unterschiedliche stoffliche Zusammensetzungen der Pigmentgranula vor.

Die Sinneszellen sind auf komplizierte Weise zu einem pilzförmigen Gebilde verschachtelt, dessen "Schirm" dem Hämolympхраum zugewandt ist (Abb. 60a). Im Schirm sind die Rhabdomere von fünf bis sechs Sinneszellen zu einem stets fünfstrahligen Stern mit unterschiedlich orientierten Mikrovilli verschmolzen (Abb. 62). Die am Rhabdomaufbau beteiligten irregulären Mikrovillipakete verlaufen teilweise gestreckt, teilweise gekrümmt, so daß das Rhabdom uneinheitlich erscheint. Zur Ozellenbasis hin wird das sternförmige Rhabdom schmaler, im Querschnitt etwa die Form einer Ellipse annehmend (Abb. 63). Am Aufbau dieses Rhab-

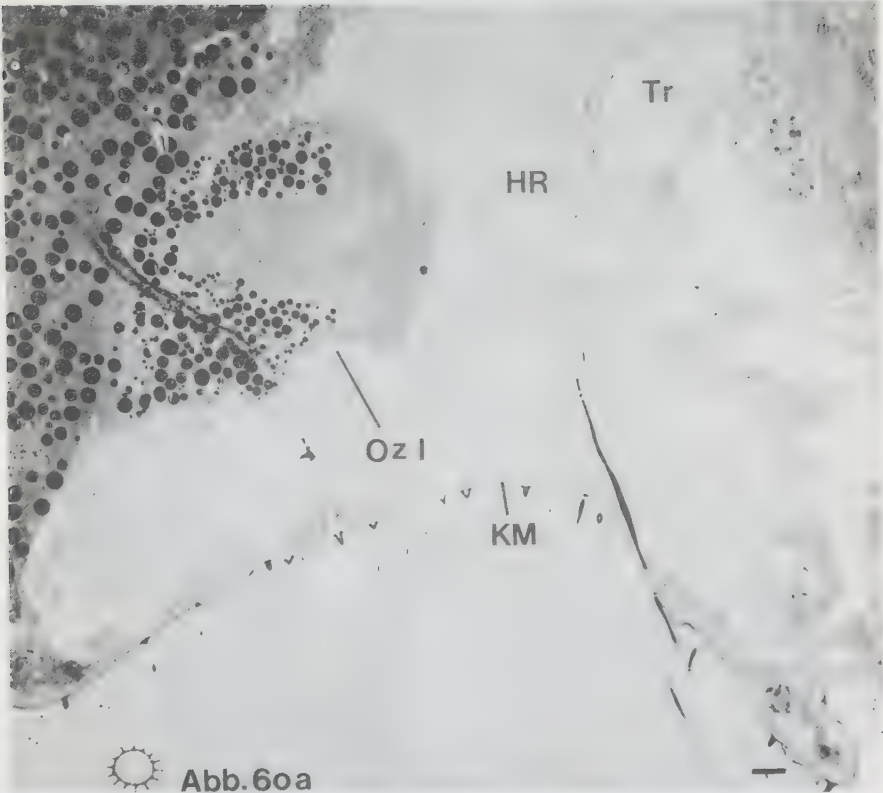


Abb. 60a

Abb. 60 (a,b): Lage der Ozellen I und II (Oz I, Oz II).

a) Ocellus I, Horizontalschnitt. b) Ocellus II, Laterosagittalschnitt, etwas schräg. a) und b) Das Licht dringt vermutlich durch die dünne Kutikulamembran (KM) der Kopfunterseite in einen Hämolymperraum (HR), in den der Ocellus hineinragt. B = Basalmembran, Tr = Trachee. Der Übergang zwischen sklerotisierter Augenkapsel und membranöser Kutikula ist durch einen Pfeil gekennzeichnet. (Maßbalken 2 μ m).

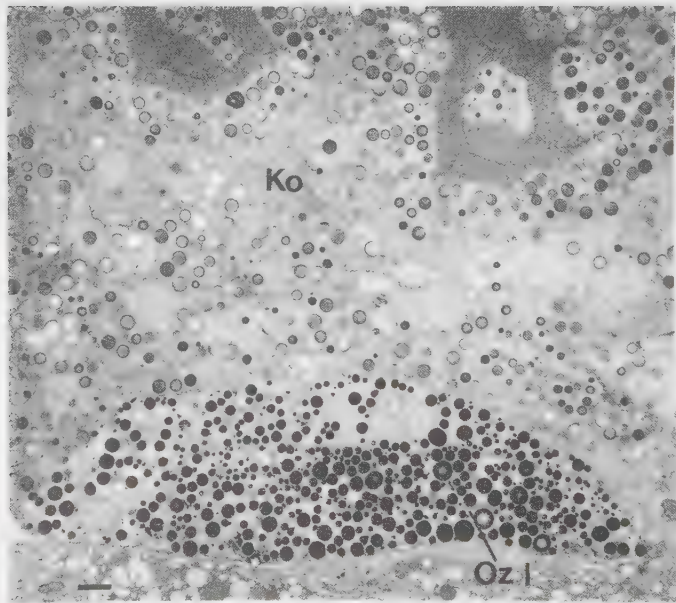
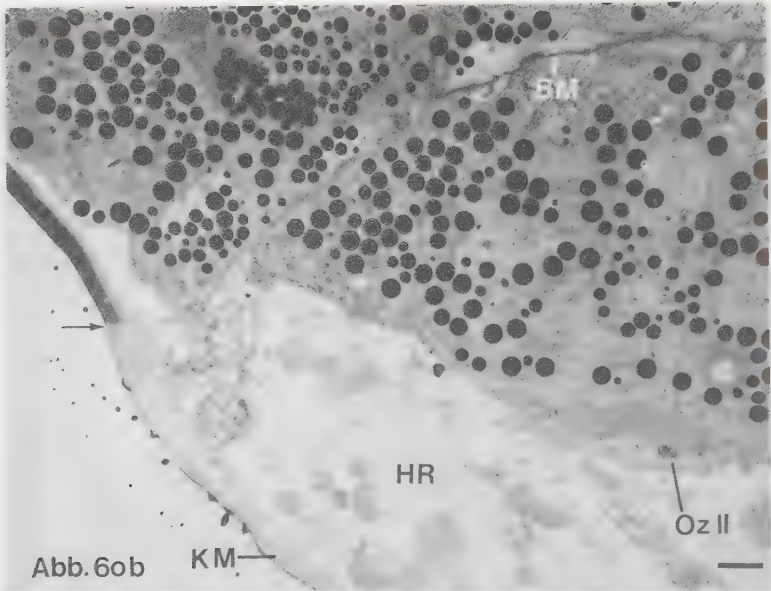


Abb. 61: Tangentialschnitt. Die Pigmentgranula des Komplexauges (Ko) wurden bei der Schnittkontrastierung an- bzw. herausgelöst, während die Pigmentgranula des Ozellus (Oz I) fast unverändert geblieben sind. (Maßbalken 2 μ m).

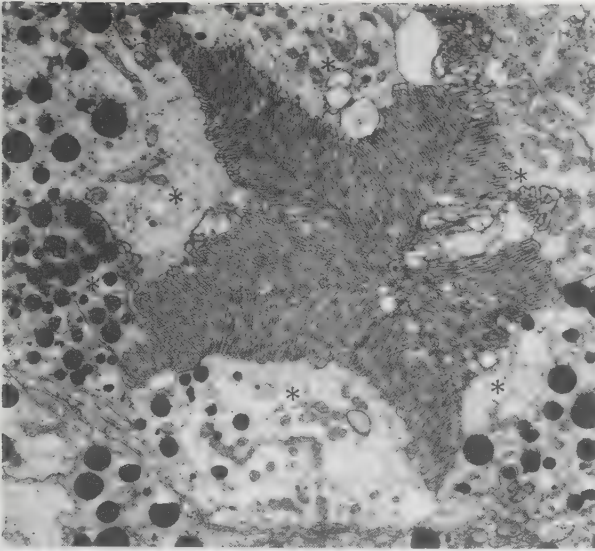


Abb.62: Ocellus I, Querschnitt durch Ozellusschirm.
Die Rhabdomere von sechs Sinneszellen (siehe Sterne)
bilden ein fünfstrahliges fusioniertes Rhabdom.
(Maßbalken 2 μm).

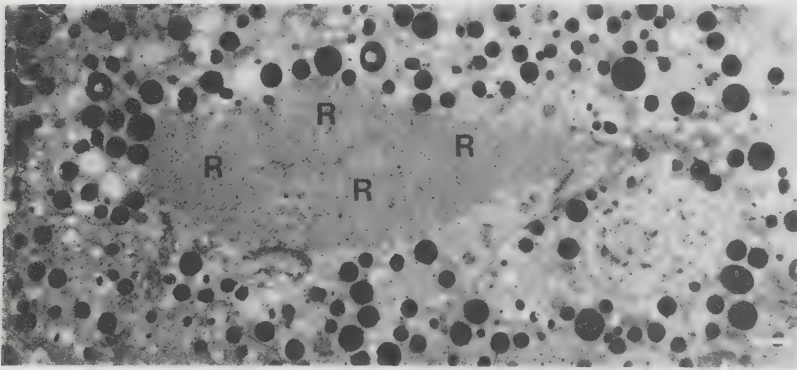


Abb.63: Ocellus I, Querschnitt durch Ozellenbasis, deren
Rhabdom hier aus vier Rhabdomeren (R) zusammengesetzt ist.
(Maßbalken 1 μm).

domabschnittes sind drei bis vier Rhabdomere beteiligt. Im Zytoplasma aller Sinneszellen sind zahlreiche Mitochondrien vorhanden. Pigmentgranula sind besonders auf den basalen Abschnitt des Ocellus konzentriert, sie treten aber auch im Ocellusschirm auf. Insgesamt sind sie von Zelle zu Zelle unregelmäßig verteilt. Zwischen den Sinneszellen sind als Kontaktzonen Zonulae adhaerentes ausgeprägt (Abb. 64). Die Axone des Ocellus I bilden einen auffällig dicken Strang mit ca. $1,7 \mu\text{m}$ Durchmesser (Abb. 65 a, b), der von Glia umhüllt, zunächst an der Innenseite des Komplexauges entlangzieht und dann gemeinsam mit Ommatidienaxonen auf das Protocerebrum zuläuft. Die Ocellaraxone I sind also länger als gewöhnlich und werden nicht am Ocellus auf sekundäre Neurone umgeschaltet, wie es von höheren Insekten bekannt ist (Goodman 1980).

3.2.2. Interner Ocellus II

Der kleinere Ocellus II besteht aus zwei Sinneszellen, dessen sich gegenüberliegende Rhabdomere zu einer flachen Scheibe verschmolzen sind (Abb. 66). Die Mikrovilli dieser Rhabdomere sind größtenteils parallel orientiert, zeigen aber auch viele Unregelmäßigkeiten. Zahlreiche Mitochondrien im Zellplasma weisen auch in diesem Ocellus auf eine hohe Stoffwechselaktivität hin. Im Unterschied zu Ocellus I sind die Sinneszellen des Ocellus II jedoch nicht pigmentiert, wenn auch in seltenen Fällen vereinzelte Pigmentgranula anzutreffen sind. Die Axone dieser Zellen ziehen über die kurze

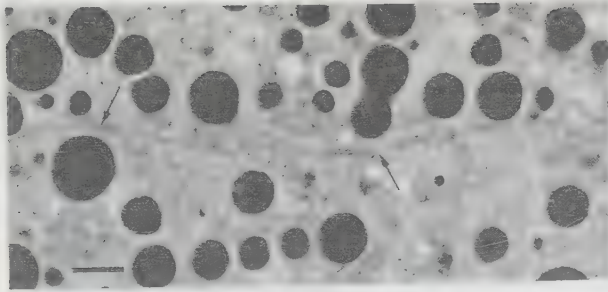
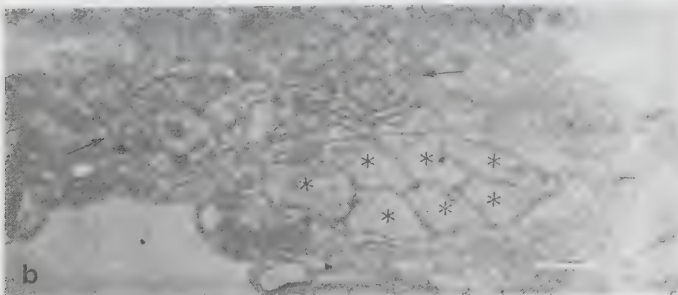
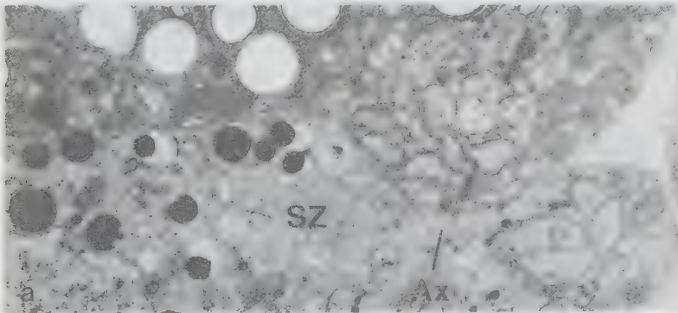


Abb. 64: Ozellus I, Querschnitt durch basale Rhabdomspitze. Zonulae adhaerentes (siehe Pfeile). (Maßbalken 0,5 μ m).

Abb. 65 (a,b): Ozellus I, Ozellarnerv.

a) Ursprung des Ozellarnervs: Eine Sinneszelle (SZ) des Ozellus sendet ihr Axon (Ax) in den sich formierenden Ozellarnerv I.

b) Der Ozellarnerv I setzt sich aus 7 Axonen zusammen (siehe Serne). Daneben zwei von Ommatidien stammende Axonbündel (siehe Pfeile). (Maßbalken 1 μ m).



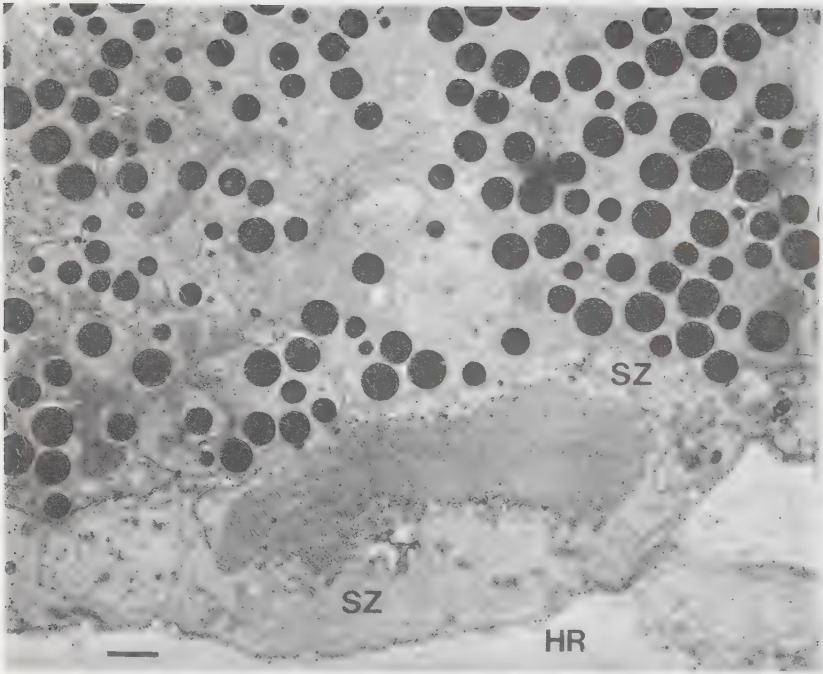


Abb.66: Ozellus II ist aus zwei Sinneszellen (SZ) zusammengesetzt. HR = Hämolympfraum. (Maßbalken 1 μm).

Distanz von etwa 13 μm zum ventralen Augenkapselrand (Abb. 66), wo sie vermutlich mit Interneuronen verschaltet werden. Im distalen Bereich des Protocerebrum wurde in der lateralen Randzone ein durchschnittlich 4,0 μm starker, aus 10 Axonen zusammengesetzter Nervenstrang ausfindig gemacht, bei dem es sich um den zusammengesetzten Ozellarnerv der Ozellen I und II handeln könnte (Abb. 67). Nach den bisherigen Beobachtungen müssen individuelle Abweichungen in Bauweise und Zellanzahl bei beiden Ozellarkomplexen für möglich gehalten werden.

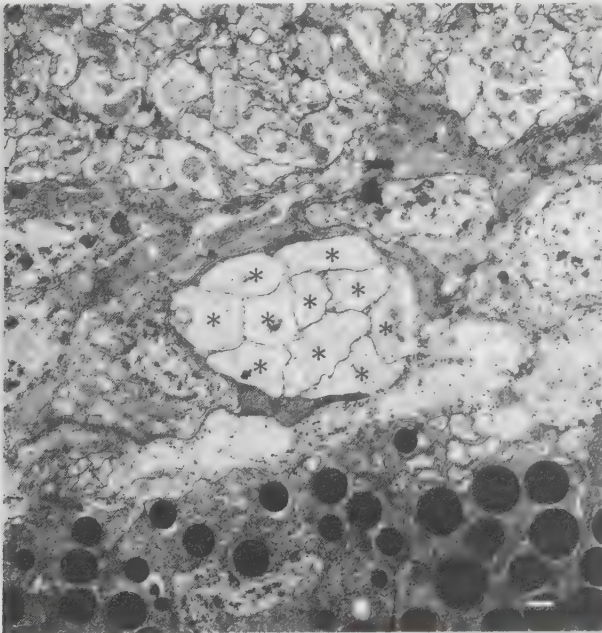


Abb.67: Nervenstrang aus 10 Axonen (siehe Sterne) an der Peripherie des Protocerebrum, bei dem es sich um den zusammengesetzten Ozellarnerv der Ozellen I und II handeln könnte. (Maßbalken 0,5 μm).

IV. DISKUSSION

1. Vergleichend morphologische Betrachtung

Mit der Beschreibung des Komplexauges von *Psychoda cinerea* BANKS liegt nun ein weiterer Befund vor, der sich einerseits gut in die Reihe bekannter Dipterenaugen einfügt, andererseits aber auch gewisse Unterschiede innerhalb der quantitativ weniger gut untersuchten Nematocera unterstreicht, vielleicht sogar erste Einblicke in die Phylogenese des Dipterenauges erlaubt.

1.1. Die Rhabdomtypen von *Psychoda cinerea* und andere bekannte Dipterenrhabdome

Die Komplexaugen der Dipteren galten bis in jüngste Zeit als einheitlich in ihrem Bau. Als einheitliche, offenbar abgeleitete Grundplanmerkmale wurden die weite Trennung der Rhabdomere, eine verkürzte 8. Retinulazelle und die asymmetrische Stellung der 7. Retinulazelle angesehen (Hennig 1973). Diese Verhältnisse sind für alle untersuchten Brachycera und Cyclorrapha zutreffend (Danneel und Zeuttschel 1957, Trujilli-Cenóz und Melamed 1966, Seitz 1970, Boschek 1971, Snyder und Miller 1972, Trujillo-Cenóz und Bernard 1972, Wada 1974, Wunderer 1981), die aus Mangel an feinstrukturellen Befunden von Nematoceren die Dipterenaugen repräsentierten. Abweichend von diesem Grundplan in einem Punkt waren die Ergebnisse Brammers (1970), der die erste Feinstrukturanalyse eines Nematocerenauges vorlegte: Bei

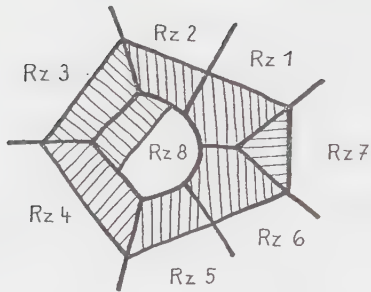
Aedes aegypti sind die Rhabdomere ringförmig geschlossen. Vorerst blieb es bei dieser Ausnahme, denn Boschek (1971) zeigte, allerdings nur mit einem einzelnen Querschnitt, ein typisch offenes Rhabdom bei der Kriebelmücke, *Wilhelmia equina*. Die von Hennig (1973) postulierten Grundplanmerkmale des Dipterenauges wurden durch die Arbeiten von Meyer-Rochow und Waldvogel (1979), Williams (1980) sowie Altner und Burkhardt (1981) nun auch durch Nematoceren gestützt, wenngleich durch einige spezielle Besonderheiten eine Abgrenzung zu den Brachycera und Cyclorrapha im Hinblick auf die Komplexaugen deutlich erhalten bleibt. So ist auch bei diesen untersuchten Nematoceren die 8. Retinulazelle verkürzt und die 7. Retinulazelle asymmetrisch gestellt, die Rhabdomere sind bei *Arachnocampa* (Meyer-Rochow und Waldvogel 1979) und bei *Ptilogyna* (Williams 1980) jedoch in einem beträchtlichen distalen Abschnitt, etwa 18-33 %, ringförmig fusioniert. Dieser distale Fusionsbereich ähnelt sehr stark den Verhältnissen, wie sie bei *Aedes aegypti* und bei *Psychoda cinerea* (Ommatidientyp A) im gesamten Rhabdom zu finden sind. Der zweite im Komplexauge von *Psychoda cinerea* auftretende Ommatidientyp (Typ B) stellt im Vergleich zum A-Typ eine weniger differenzierte Ommenform dar und stimmt in den Grundplanmerkmalen nur noch im Hinblick auf die asymmetrisch angeordnete 7. Retinulazelle mit anderen Dipterenaugen überein. Die Rhabdomere sind fusioniert und durchwegs gleich lang. Ob mit dem B-Typ das bisher primitivste aller bekannten Dipterenommatidien

vorliegt, oder ob es sich um eine vom A-Typ abgeleitete spezielle biologische Anpassung handelt, muß letztlich offen bleiben, solange keine weiteren Dipteren gefunden werden, die die eine oder andere Vermutung bestätigen. Wie noch näher gezeigt wird, handelt es sich bei den B-Typ-Ommatidien um spezielle Rezeptoren, die bei leicht hypognather Kopfhaltung des Insekts (Jung 1956), wie es auch in vivo photographiert werden konnte (Abb. 6), für horizontal polarisiertes Licht nur wenig empfindlich sind. Polarisiertes Licht mit horizontaler Schwingungsebene wird von Wasseroberflächen reflektiert (Trujillo-Cenóz und Bernard 1972), und könnte für die an Gewässerrändern lebenden Schmetterlingsmücken biologisch bedeutsam sein. Leider ist über die Lebensweise dieser unscheinbaren Insekten wenig bekannt, so daß schwer abzuwägen ist, ob bei einer insgesamt relativ geringen Ommatidienzahl die Anpassung eines ganzen Komplexaugenteiles für die Spezialfunktion, ins Wasser schauen zu können, bei gleichzeitiger Aufgabe dieses Augenteils als universalerem Empfänger, einen selektiven Vorteil bedeuten könnte. An das rechtzeitige Wahrnehmen von Freßfeinden ist dabei zum Beispiel zu denken.

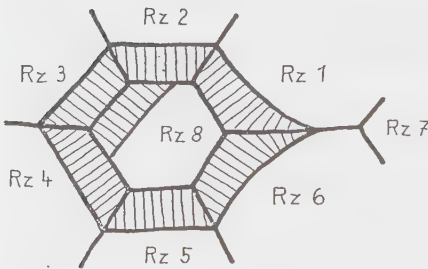
Einige Gründe sprechen für die Annahme, daß das Rhabdom des Ommatidientyps B nicht vom A-Typ abgeleitet ist, sondern die phylogenetisch ältere Rhabdomform darstellt. Ein Neuerwerb kann allerdings die Gleichrichtung der Rhabdomere R 1, R 2, R 5 und R 6 sein, der aber die Frage nach dem Grundplan des Rhabdoms nicht tangiert. Ein Hinweis,

den A-Typ als Weiterentwicklung des B-Typs anzusehen ist die ^{vergrößerte Fusionsfläche} zwischen den Rhabdomeren der Sehzellen 1 und 6 im A-Typ, die als Relikt des Fusionssystems der Rhabdomere 1, 6 und 7 des B-Typs gedeutet werden könnte, denn im zum A-Typ ansonsten recht ähnlichen Rhabdom von *Aedes aegypti* sind alle Fusionsflächen zwischen den Rhabdomeren 1-6 etwa gleich groß (Abb. 68).

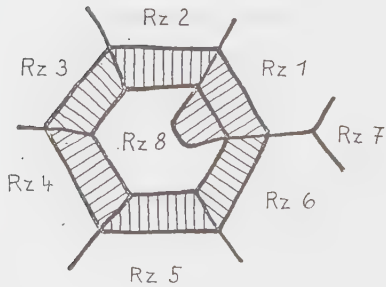
Für ein ursprünglicheres B-Typ-Ommatidium sprechen aber auch Argumente, die sich aus der scharfen Trennung des Komplexauges von *Psychoda cinerea* in zwei Bereiche ergeben. Die Trennung in zwei Augenbereiche mit unterschiedlich gebauten Ommatidien und unterschiedlich interpretierbarer Funktion wurde durch die nach der Methode von Gemperlein (1969) entwickelten Augenkarte erkennbar. (Eine Kartierung der Ommatidien, wie hier für das gesamte Komplexauge, kann, wenn genauere Lagebezeichnungen nützlich oder notwendig sind, bedingt auch für Teilbereiche von Insektenaugen durchgeführt werden). Auf physiologisch unterschiedliche Leistungen verschiedener Bezirke des Komplexauges von Dipteren wird oft hingewiesen, ohne daß diese Bezirke genauer bezeichnet werden (z.B. Dolley und Hartwell 1936, Clements 1963, Schneider und Langer 1969, Trujillo-Cenóz und Bernard 1972). Auf äußerliche Unterschiede zwischen dorsalen und ventralen Augenabschnitten verweist bereits Dietrich (1909). Dietrich betrachtete den dorsalen Augenteil als den abgeleiteten. Das würde mit der in dieser Arbeit vertretenen



Psychoda cinerea
B-Typ



Psychoda cinerea
A-Typ



Aedes aegypti
(nach Brammer 1970)

Abb. 68: Vergleich der Fusionsflächen zwischen den Rhabdomeren 1 und 6 der Ommatidientypen A und B von *Psychoda cinerea* sowie *Aedes aegypti*. (Erklärung im Text).

Ansicht übereinstimmen, daß die A-Typ-Ommatidien, die im dorsalen Augenbereich zu finden sind, von den B-Typ-Ommatidien abgeleitet sind.

Hennig (1973) beschreibt eine scharfe Trennungslinie zwischen dorsalem und ventralem Augenbereich einiger Dipterenarten, die vom Hinterrand des Auges ausgeht. Die Befunde von *Psychoda cinerea* fügen sich in dieses Bild insoweit ein, daß die Grenze zwischen den beiden Augenbereichen scharf verläuft, jedoch geringe individuelle Schwankungen hinsichtlich des Grenzverlaufes auftreten. Die Trennung zwischen ventralem und dorsalem Augenbereich, bei *Psychoda* äußerlich nicht sichtbar, wohl aber im Ommatidienbauplan, führte bei verschiedenen Dipterenarten zu völlig getrennten Augen (Colless und McAlpine 1970).

Die funktionellen Interpretationen beider Ommatidientypen (siehe Kapitel IV. 2.3. und 2.4) können als weiteres Indiz angesehen werden, daß der B-Typ keine nachträgliche Vereinfachung des A-Typs zur Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen darstellt.

- 1.2. Phylogenetische Aspekte der Rhabdomentwicklung bei Dipteren
Wachmann (1977) untersuchte an Coleopteren, inwieweit sich der Rhabdombau zur Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen verwenden läßt. Er betrachtet das Kriterium "offenes Rhabdom" für fünf Überfamilien als synapomorphes Merkmal und diese äußerst artenreiche Gruppe als monophyletisches Taxon.

Bei weiteren feinstrukturellen Untersuchungen ausschließlich an mehreren Subfamilien von Bockkäfern, kommt er zu dem Schluß, daß jedoch feinere Unterscheidungen wie Rhabdommuster, Mikrovillistreichrichtungen u.a., zur Feststellung phylogenetischer Verwandtschaftsverhältnisse auf Grund auch mehrfach möglicher Konvergenzen ungeeignet erscheinen (Wachmann 1979).

Bei der Gegenüberstellung der Rhabdome aus verschiedenen Dipterenfamilien sollen hier generelle Merkmale aus allen bisherigen Untersuchungen verglichen werden, um eine mögliche Entwicklungstendenz des Dipterenauges zur Diskussion zu stellen. Da nun bei Dipteren geschlossene und offene Rhabdome gefunden worden sind und außerdem solche Rhabdome, die sich als "Zwischenstufen" interpretieren lassen, soll hiermit versucht werden, diese Befunde in eine vorläufige phylogenetische Reihe einzuordnen, die durch zukünftige Ergebnisse an Dipterenaugen verbessert werden kann. In Abbildung 69 sind alle bekannten Rhabdomtypen von Dipteren schematisch im Querschnitt dargestellt. Bei generellen Unterschieden zwischen distalem und proximalem Rhabdom^{ab}schnitt sind entsprechend zwei Darstellungen zu finden. Die interpretierbaren Entwicklungsrichtungen sind durch Pfeile markiert. Nähere Erläuterungen zu den Skizzen erfolgen im Anschluß.

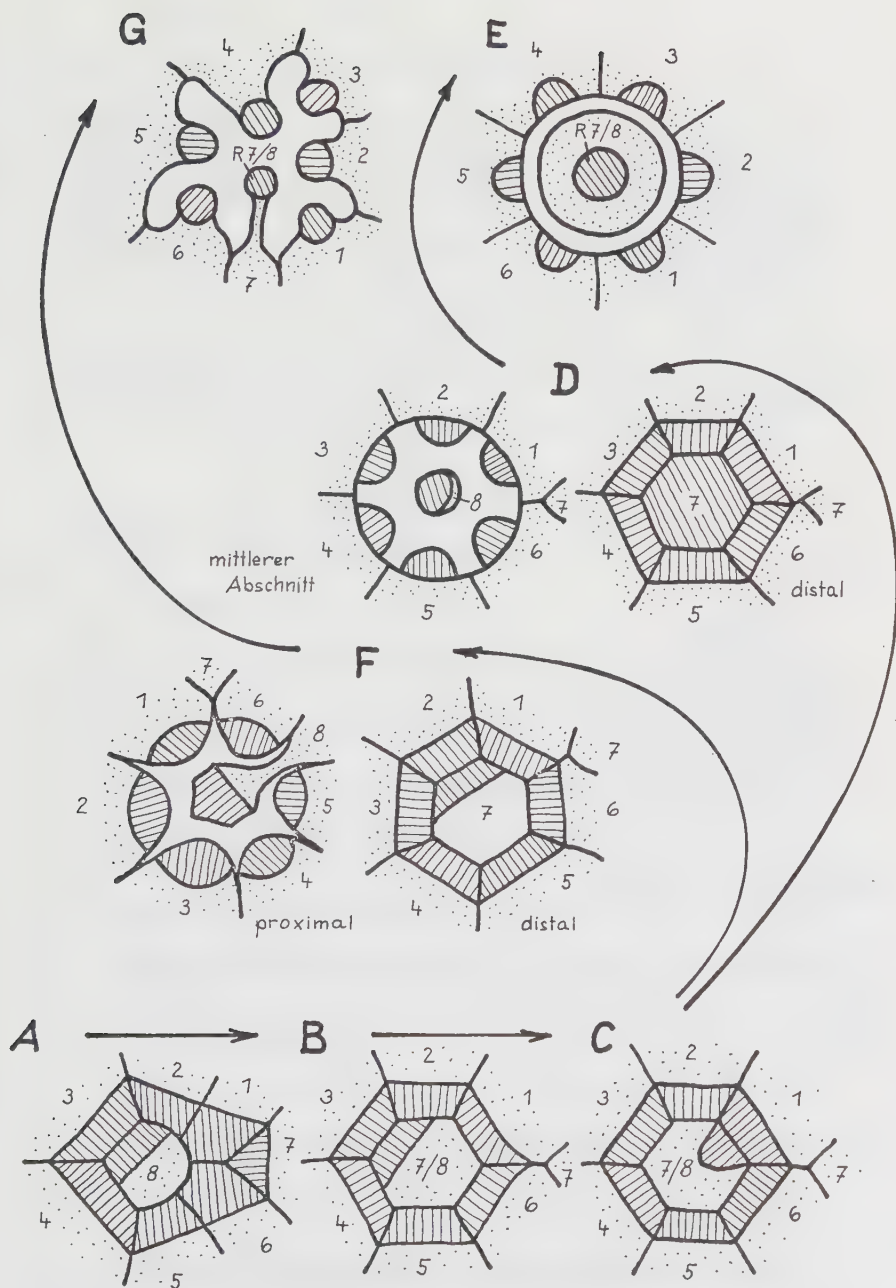


Abb. 69 Die Baupläne bekannter Dipterenrhabdome zusammengestellt in einer hypothetischen phylogenetischen Reihe.

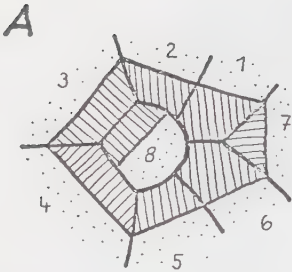


Abb.70: Rhabdom (B-Typ)
von *Psychoda cinerea*.

A: Die Reihe beginnt mit dem ein-
facher gebauten Rhabdom des Omma-
tidientyps B von *Psychoda cinerea*
(Abb. 69/A,70). Das Rhabdom ist
ringförmig geschlossen, alle Re-
tinulazellen sind gleich lang.
Das Rhabdomer der 7. Retinulazelle
liegt asymmetrisch in der Peri-
pherie des Rhabdoms.

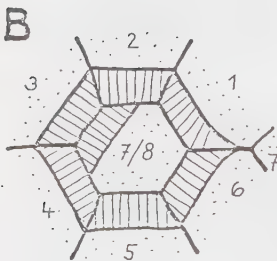


Abb.71: Rhabdom (A-Typ)
von *Psychoda cinerea*.

B: Als Entwicklungsschritt zum Rhab-
dom des Ommatidientyps A von *Psy-
choda cinerea* (Abb. 69/B, 71) kann
die "Brückenbildung" der 7. Reti-
nulazelle angesehen werden. Dadurch
wird die Tandemposition der Rhab-
domere der Retinulazellen 7 und 8
verwirklicht. Das Rhabdomer 7 über-
deckt vorerst noch sämtliche Rhab-
domere des Rhabdoms und wirkt als

Filter, dessen Effekt eine vielfache Steigerung der Polari-
sationsempfindlichkeit für einzelne Retinulazellen sein
kann (Waterman 1981).

C: Bei *Aedes aegypti* (Brammer 1970) ist der unter B beschrie-
bene Rhabdombauplan vermutlich für das gesamte Komplexauge
zutreffend (Abb. 69/C, 72).

Im weiteren Entwicklungsverlauf könnte eine Aufspaltung in

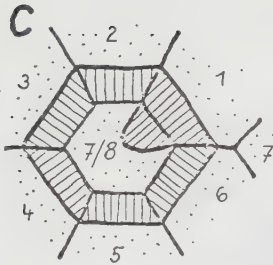


Abb. 72: Rhabdom von *Aedes aegypti* (nach Brammer 1970).

zwei Richtungen erfolgt sein. Dabei könnte eine Entwicklungsrichtung zu den Brachyceren- und Cyclorraphenrhabdomen geführt haben, (Richtung G, Abb. 69) die andere Richtung zu den Bibionidenrhabdomen (Richtung E, Abb. 69).

Zwei Argumente sprechen im Hinblick auf die Komplexaugen für diese Wege:

1. a) Die zentrale Retinulazelle Rz 8 bleibt im Rhabdomzentrum, wie bei A, B, C (Entwicklungsrichtung über D zu E) (Abb. 69).
- b) Die zentrale Retinulazelle Rz 8 wandert in die Peripherie, (Entwicklungsrichtung über F zu G) dadurch entsteht ein großer extrazellulärer Raum im Rhabdomzentrum. Möglicherweise ist dieser Entwicklungsschritt durch den bei *Psychoda cinerea* beschriebenen Fortsatz der 8. Retinulazelle bereits vorgezeichnet. Dieser vom Rhabdomzentrum an die Peripherie laufende Fortsatz ist genau zwischen den Zellen zu finden, zwischen die sich im Entwicklungsschritt F, G die gesamte Retinulazelle 8 in die Peripherie verlagert.

Der entstehende extrazelluläre flüssigkeitserfüllte Raum, der in einem weiteren Schritt (G) noch vergrößert wird, indem sich auch der Rhabdomerquerschnitt der Retinulazelle 7 verkleinert, dient vermutlich als Ionenpool (Shaw 1978), der für Erregungsvorgänge an der Sehzellmembran eine entscheidende funktionelle

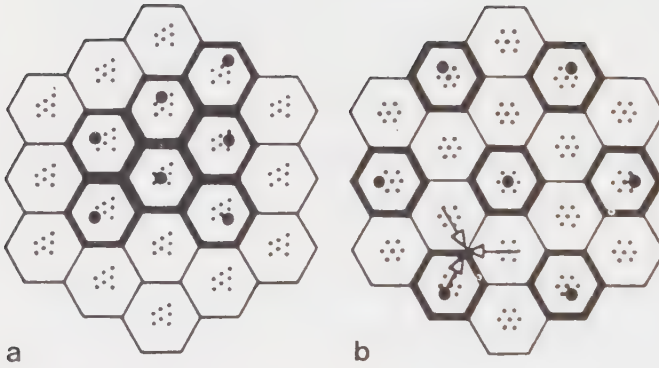


Abb.73: (a,b) aus: Nature (Zeil 1979):
Optische Organisation der Ommatidien
a) bei *Calliphora erythrocephala* (Cyclorrhapha)
b) bei *Bibio marci* (Nematocera).

Rolle spielen könnte (Hamdorf et al. 1978, Wunderer 1981).

2. a) Nach ersten Befunden sind die optischen Achsen der Rhabdomere eines Ommatidiums bei *Biblio marci* (männlich) getrennt, (Zeil 1979) und wahrscheinlich sind die Rhabdomere benachbarter Ommatidien in der Lamina entsprechend verschaltet, so daß auch bei *Biblio marci* ein neurales Superpositionsauge vorzuliegen scheint (Zeil 1979) (Entwicklung zu E). Die optische Organisation der Ommatidien ist in Abbildung 73 b wiedergegeben.

b) Anders gestaltete Pseudopupille und Verschaltung im neuronalen Superpositionsauge bei *Cyclorhapha* (Entwicklung zu G) (Abb. 73 a).

D: Als Zwischenschritt in Richtung E soll hier das Rhabdom von *Ptilogyna spectabilis* (Abb. 69/D, 74 a,b) angesehen werden. Auch Williams (1980) vermutet in diesem Rhabdom und ebenso im Rhabdom von *Arachnocampa luminosa*, das unter F als Entwicklungsschritt des zweiten Weges diskutiert wird, ein frühes Stadium der Evolution des offenen Dipterenrhabdoms. Der distale Rhabdomabschnitt, ca. 18% des gesamten Rhabdoms, zeigt im Vergleich zu B und C keine generellen Veränderungen. Daß das Rhabdomer 7 den gesamten zentralen Zylinder ausfüllt ändert nichts am grundsätzlichen Aufbau und ist nicht in allen Adaptations-

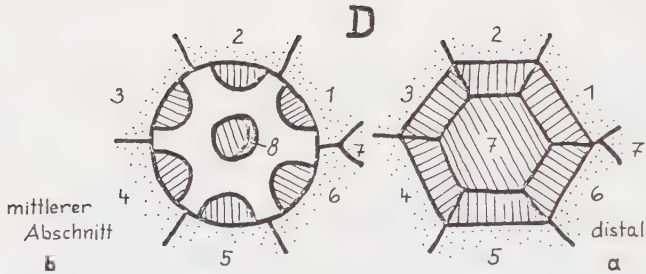


Abb.74 (a,b): Rhabdom von *Ptilogyna spectabilis*,
a) distal, b) mittlerer Abschnitt
(nach Williams 1980).

zuständen gleich (Williams 1980). Auch bei *Psychoda cinerea* (Typ A) treten die Rhabdomere der 7. Retinulazelle in Abhängigkeit vom Adaptationszustand in verschiedenen Formen auf. Im mittleren Abschnitt des *Ptilogyna*-Rhabdoms liegen die Verhältnisse anders (Abb. 74 a). Alle Rhabdomere sind verkleinert und getrennt, dadurch ist ein extrazellulärer Raum entstanden, der nach proximal so reduziert wird, daß jedes Rhabdomer getrennt in einen extrazellulären Spalt ragt.

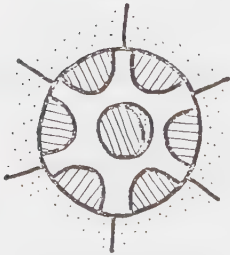


Abb.75: Rhabdom von
Wilhelmia equina
(nach Boschek 1971).

Williams (1980) sind weitere Tipuliden bekannt, nähere Einzelheiten wurden jedoch noch nicht veröffentlicht, deren Rhabdome über die ganze Länge offen sind. Dies fügt sich gut in den Entwicklungsablauf von D zu E ein. Auch der von Boschek (1971) gezeigte einzelne Querschnitt durch das Rhabdom von *Wilhelmia equina* (Abb. 75) läßt sich vorerst zu D

einordnen. Leider sind keine Angaben über die Schnitthöhe gemacht und ob der gezeigte Querschnitt für das gesamte Rhabdom repräsentativ ist.

Die Verkleinerung der Rhabdomerquerschnittsflächen könnte als Folge einer Rhabdomverlängerung aufgefaßt werden und damit als Voraussetzung der 'Entwicklung eines offenen Rhabdoms bei den Insektengruppen, wo durch zentral platzierte Retinulazellen eine Verschmelzung von Rhabdomeren, unabhängig von der Größe deren Querschnittsflächen, zu einem zentralen Sehstab (wie zum Beispiel bei Hymenopteren) nicht stattfinden kann.

In der Evolution der Dipterenretina ist der Schritt vom geschlossenen zum offenen Rhabdom (hier in Abbildung 69 mit D, E und F, G angenommen) mit erheblichen Konsequenzen verbunden. Zunächst entfallen die Vorteile der Fusion, also die lateralen Filterwirkungen, bei der die absoluten Empfindlichkeiten als auch das Farbumscheidungsvermögen erhöht wird (Snyder et al. 1973). Auch das Rhabdomer der 7. Retinulazelle kann bei verkleinertem Querschnitt nicht mehr als Filter für das gesamte Rhabdom wirksam sein. Die Vorteile des vergrößerten Komplexauges mit offenen Rhabdomen sind neben einer größeren Ommatidienzahl die nun "unabhängigen" Rhabdomere, mit der Möglichkeit durch unterschiedlich orientierte optische Achsen der Lichtleiter und entsprechende Ver-

schaltung, Neuroommatidien zu bilden. Mit der Entwicklung zum Neuroommatidium wird das Signal-Rauschverhältnis verbessert (Smola 1976), die Lichtstärke um den Faktor erhöht, der der Zahl der additiv verschalteten Sehzellen entspricht und die räumliche Auflösung entsprechend der Zahl der unterschiedlich orientierten Sechachsen des Ommatidiums verstärkt (Kirschfeld 1973).

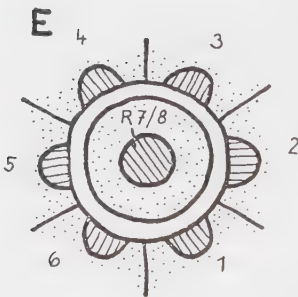


Abb.76: Rhabdom von *Bibio marci* (nach Altnner und Burkhardt 1981).

E: Bei *Bibio marci* ist das gesamte Rhabdom offen, der extrazelluläre Raum allerdings bis auf einen Spalt verkleinert (Abb. 69/E, 76). Die circulaire Anordnung der peripheren Retinulazellen und die von "oben und unten" in den zentralen Zylinder hineinreichenden Retinulazellen 7 und 8 sind wie

in der ursprünglichen Form (Abb. 69/B) erhalten geblieben.

Die für Nematoceren typische symmetrische Anordnung der Rhabdomere (Dietrich 1909) ist auch bei der Pseudopupille wiederzufinden (Abb. 73 b) und scheint sich ebenfalls in der Verschaltung zu spiegeln (Zeil 1979). Somit liegt ein Neuroommatidium vor, das in seiner Bauweise und Verschaltung vom bisher bekannten Typ (Kirschfeld 1967, Kirschfeld und Franceschini 1968) derart abweicht, daß man wohl eine getrennte Entwicklung zwischen E und G (Abb. 69) annehmen darf.

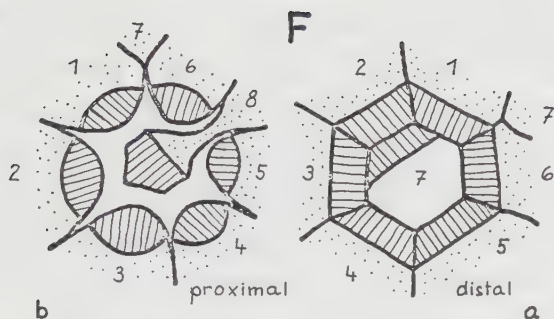


Abb. 77 (a,b): Rhabdom von *Arachnocampa luminosa* (nach Meyer-Rochow und Waldvogel).

F: Mit der Rhabdomkonstruktion, wie sie bei *Arachnocampa luminosa* zu finden ist (Abb. 69/F, 77 a, b), wird der mögliche zweite, bereits aufgezeigte Weg der Evolution der Dipterenretina beschriftet. Auch dieses Rhabdom kann als ein Zwischenschritt gedeutet werden. Während distal ein Drittel des Rhabdoms so gebaut ist wie das gesamte Rhabdom von B und C (Abb. 69), ist proximal eine neue Entwicklung zu beobachten - die Verlagerung der 8. Retinulazelle in die Peripherie - womit der extrazelluläre innerommatidiale Raum gewonnen wird. Wie bereits angedeutet, könnte diese Entwicklung mit dem bei *Psychoda cinerea* gefundenen Fortsatz der Retinulazelle 8 im Zusammenhang stehen. Dieser Fortsatz könnte sich nach distal vergrößert haben, dabei die Retinulazellen 5 und 6 über deren gesamten Verlauf im Bereich der 8. Retinulazelle trennend, verbunden mit einer Verlagerung des Zellplasmas in diesen Raum, wie es bei F und G (Abb. 69) verwirklicht ist.

Vergleicht man diesen bei *Arachnocampa luminosa* zwei Drittel des Rhabdoms umfassenden Abschnitt (Abb. 77 b) mit dem proximalen Abschluß des Rhabdoms von *Psychoda cinerea* (Abb. 34), so sind erstaunliche Ähnlichkeiten festzustellen. Abgesehen von der unterschiedlichen Dimension dieser Bereiche, liegt der hauptsächliche Unterschied darin, daß bei *Psychoda cinerea* das Axon der 8. Retinulazelle nach proximad im Zentrum aus dem Ommatidium austritt (wie bei allen Dipterenommatidien der Entwicklungsrichtung A, B, C, D, E in Abbildung 69) und der laterale Fortsatz eine andere Funktion erfüllt, während bei *Arachnocampa luminosa* an der Stelle dieses Fortsatzes die 8. Retinulazelle liegt, deren Axon das Ommatidium nach proximad in der Peripherie verläßt.

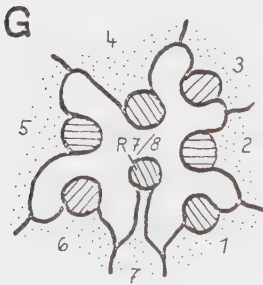


Abb. 78: Rhabdom der Brachyceren und Cyclorrhaphen.

G: Das Rhabdom der Brachyceren und Cyclorrhaphen ist durchwegs offen (Abb. 69/G, 78). Die 8. Retinulazelle ist noch weiter verkürzt. Die 7. Retinulazelle bildet von der Peripherie zum Ommatidienzentrum keine "Brücke" mehr, sondern schiebt sich, ebenso wie von der 8. Retinulazelle

in einem früheren Entwicklungsschritt eingeschlagen (Abb. 69/F), zwischen zwei peripheren Retinulazellen hindurch, diese in diesem Bereich vollständig trennend. Der Rhabdomerquerschnitt 7 ist stark verkleinert und bildet mit dem Rhabdomer der Reti-

nulazelle 8 einen durchgehenden Lichtleiter. Der extrazelluläre Raum ist entsprechend vergrößert. Aufgegeben wurde die Symmetrie der Rhabdomeranordnung zugunsten eines trapezoiden Musters, das sich zumindest bei den Cyclorrhaphen in Pseudopupille und Verschaltung wiederholt (Kirschfeld 1967, Kirschfeld und Franceschini 1968).

Die hier verglichenen Rhabdome verschiedener Dipteren, die auf Grund klar erkennbarer Tendenzen als Stufen der phylogenetischen Entwicklung vom geschlossenen zum offenen Rhabdom diskutiert wurden, lassen zwei Entwicklungswege vermuten, die beide zu neuronalen Superpositionsaugen mit unterschiedlichen Bauplänen führten. In Abbildung 79 sind die besprochenen Entwicklungsschritte tabellarisch zusammengefaßt.

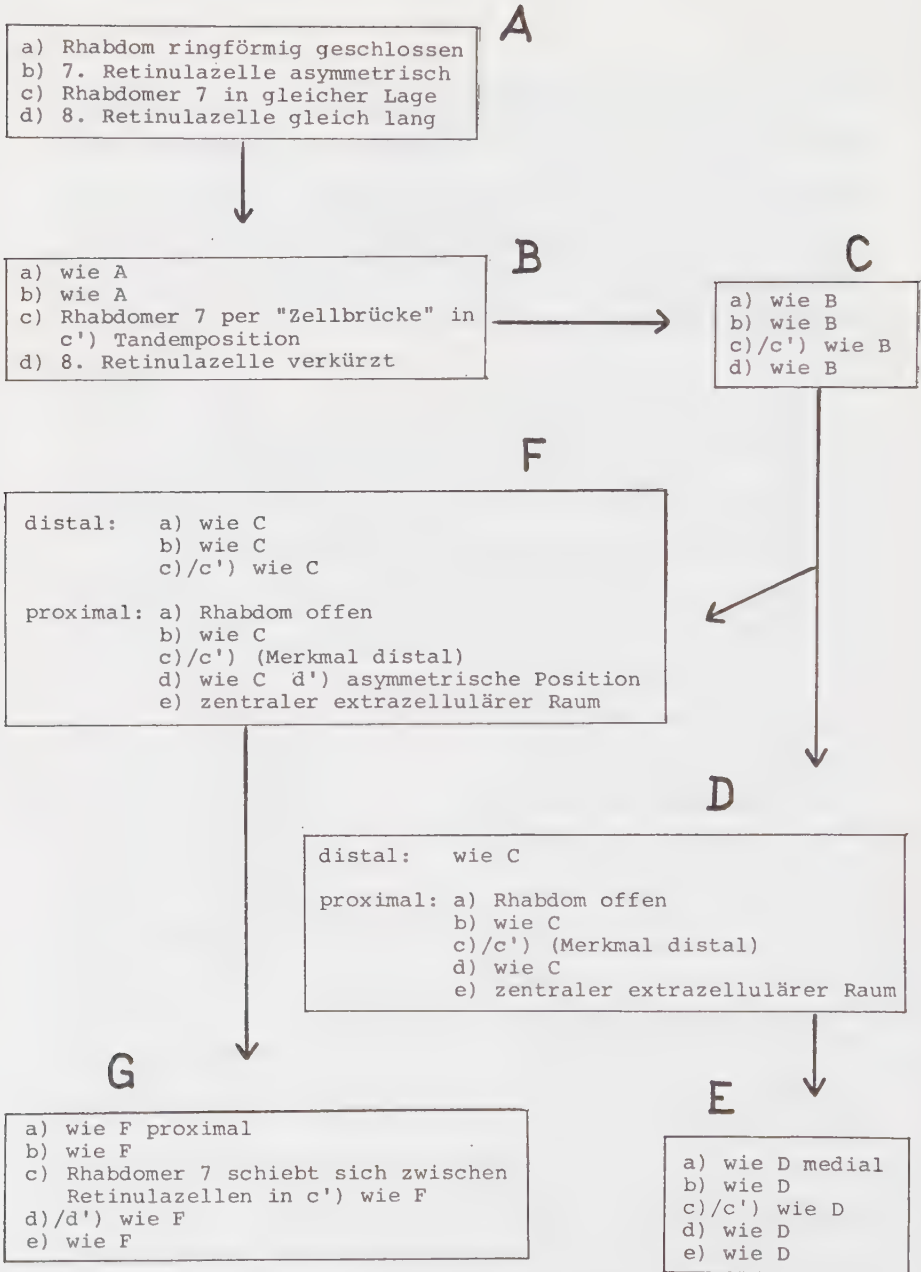


Abb.79: Schrittweise Veränderungen von Bauplanmerkmalen in der hypothetischen Phylogenese des Dipteren-rhabdomy (nähere Erläuterungen im Text).

2. Zur Funktionsmorphologie der untersuchten Ommatidien

2.1. Funktionelle Aspekte bei retinomotorischen Vorgängen

Im Prinzip gleichen die Strukturelemente der Ommatidien von *Psychoda cinerea* denen anderer Nematoceren, die im Zusammenhang mit der hypothetischen Entwicklung des Dipteren- auges besprochen worden sind, doch sind in einigen Punkten Abweichungen bzw. Neuigkeiten festzustellen. Neben den bereits diskutierten Unterschieden in der Bauweise, fällt als weitere Besonderheit der *Psychoda*-ommatidien die in der vorliegenden Untersuchung erstmalig beobachtete Verschmelzung bestimmter proximaler Pigmentsäcke auf, zu denen die Semperszellausläufer angeschwollen sind. Die dünnen Ausläufer der Semperschen Zellen werden als stabilisierende Strukturen angesehen (Varela und Porter 1969), die als Gerüst dienen, damit dioptrischer Apparat und perzipierender Lichtleiter eine funktionsgerechte Anordnung finden (Horridge 1966, Wehner 1976). Die von Brammer (1970) an den proximalen Enden der Ausläufer gefundenen Pigmentsäcke werden als optische Isolierung zwischen zentraler Retinulazelle und den peripheren Retinulazellen interpretiert (Brammer 1970). Es ist nicht auszuschließen, daß diese Pigmentsäcke im Zusammenwirken mit Semperschen Zellen und Hauptpigmentzellen auch einen Hebemechanismus für das Rhabdom zur Anpassung bei der Dunkeladaptation darstellen. In diesem zu erwägenden Zusammenhang könnte ebenfalls der Kontakt des

bei *Psychoda* nachgewiesenen Fortsatzes der 8. Retinulazelle mit dem Zellausläufer einer Nebenzell stehen. Longitudinale Verschiebungen des Rhabdoms in Abhängigkeit von der Lichtintensität, wie bei *Psychoda* gezeigt, wurden schon vielfach von akonen Augentypen verschiedener Insektengruppen beschrieben (z.B. Lüttke 1953, Turala 1963, Meyer-Rochow und Horridge 1975). Der Positionsunterschied von ca. $1,7 \mu\text{m}$ in der Längsrichtung bei *Psychoda*, der etwa 17% der gesamten Rhabdomlänge ausmacht, ist nicht außergewöhnlich. Bei *Notonecta* beobachtete Walcott (1975) bei der Rhabdomverschiebung eine Differenz von über $20 \mu\text{m}$. Der Verschiebemechanismus, an dem offensichtlich neben dem Rhabdom die Semperschen Zellen mit ihren Anhängen sowie die Hauptpigmentzellen beteiligt sind, ist jedoch ungeklärt (Walcott 1975, Autrum 1980). Die größte Formveränderung während der Adaptation zeigen die Semperschen Zellen, und Walcott (1975) stellt die Frage, ob sie mit den Retinulazellen elektrisch gekoppelt sein könnten. Weil die Semperschen Zellen keine Strukturen zur Lichtperzeption zeigen, sollten sie die Information zur eigenen Veränderung, ebenso wie die Hauptpigmentzellen, von den Rezeptorzellen erhalten. Autrum (1980) hält es einerseits für möglich, daß die Veränderung der Hauptpigmentzellen ein Sekundäreffekt der retinomotorischen Aktivität des Rhabdoms darstellt, schließt aber andererseits eine Teilnahme der Hauptpigmentzellen im Hinblick auf die dort zu findenden Mikrotubuli an retinomotorischen Vorgängen nicht aus. Der jetzt bei *Psychoda cinerea* gefundene Fortsatz der 8. Retinulazelle,

könnte, da er neben der 2. Retinulazelle des Nachbarommatidiums auch mit dem Ausläufer einer Nebenpigmentzelle in Berührung kommt (in einem beobachteten Fall ausschließlich solch einen Kontakt aufweist) eine Information über den Nebenpigmentzellfortsatz nach distal leiten. Der Zellkörper der Nebenpigmentzelle liegt direkt neben der Hauptpigmentzelle. Auch hier könnte hypothetisch eine elektrische Kopplung bestehen, über die die Information der von der 8. Retinulazelle registrierten Lichtintensität übertragen wird. Im B-Typ Ommatidium führt der Fortsatz der zentralen Retinulazelle zwar zum Nachbarommatidium aber gleichzeitig nicht, wie im A-Typ, an den Ausläufer einer Nebenpigmentzelle. Sollte der 8. Sehzelle die Messung der Lichtintensität zukommen, könnte im B-Typ die Erregung direkt über die Semperzellen übertragen werden, zu denen die zentrale Retinulazelle, anders als im A-Typ, unmittelbaren Kontakt hat. Die Nebenpigmentzelle wäre in diesem Fall als Informationsübermittler entbehrlich. Die hypothetische Rolle, die die Nebenpigmentzelle bei der Informationsübertragung zur Hauptpigmentzelle im A-Typ spielen könnte, wird durch ihr Fehlen im B-Typ unterstützt.

Als morphologische Grundlage der wechselnden Gestalt der beiden Hauptpigmentzellen und der dadurch variierenden Apertur, sind die zahlreichen in Bewegungsrichtung orientierten Mikrotubuli nicht auszuschließen (Walcott 1975, Autrum 1980). Bei Psychoda sind in den Semperzellen nur wenige, in den Retinulazellen nicht vergleichbar viele und

entsprechend orientierte Mikrotubuli wie in den Hauptpigmentzellen gefunden worden. So ist es durchaus denkbar, daß die primäre aktive Bewegung bei der Rhabdomverschiebung von den Hauptpigmentzellen geleistet wird. Die mit den Hauptpigmentzellen eng und stabil über septierte Desmosomen verbundenen Semperschen Zellen könnten passiv an diesem Bewegungsvorgang beteiligt sein. Auf Grund ihres dünnflüssigen Zytoplasmas (Walcott 1975), sind diese Zellen besonders flexibel, wie ihre Gestaltsveränderung deutlich beweist. Würden die Semperzellen bei Dunkeladaptation von den Hauptpigmentzellen nach zentrifugal gezogen, müßten sie zunehmend flacher werden. Bleibt man bei dieser Vorstellung, müßten gleichzeitig die Semperzellausläufer nach distal bewegt werden und mit ihnen das gesamte Rhabdom, das ja auf den sackförmigen Erweiterungen am Ende dieser Zellausläufer aufsitzt. Die Semperzellausläufer mit gemeinsamen Pigmentsack könnten dabei als stabile Hebeschlingen angesehen werden.

Möglicherweise sind die retinomotorischen Bewegungsabläufe mit einem Flüssigkeitsaustausch zwischen den beteiligten Zellen verbunden, denn es scheint, als ob nach Dunkeladaptation die Zellvolumen der Hauptpigmentzellen vergrößert, die der Semperzellen verringert wären. Vorerst kann nicht gesagt werden, inwieweit Ionenpumpen und kontraktile Elemente an den Zellbewegungen beteiligt sind. Im retinomotorischen Kontext fänden jedoch bereits bekannte und auch neu beschriebene Strukturen aus dieser Untersuchung eine funktionelle Deutung.

2.2. Funktionelle Bedeutung des fusionierten Rhabdoms

Von Insekten mit ringförmig fusionierten Rhabdomen, wie bei *Psychoda cinerea*, sind bisher keine physiologischen Befunde bekannt. Funktionelle Aspekte müssen deshalb in Anlehnung an die besonders an geschlossenen Rhabdomen von Hymenopteren gewonnenen Grundlagen erörtert werden. Bei allen geschlossenen Rhabdomen ist prinzipiell gleich, daß jedes Rhabdom einen gemeinsamen Lichtleiter darstellt. Die im Rhabdom fusionierten Rhabdomere wirken dabei gegenseitig als laterale Filter (Snyder et al. 1973, Waterman 1981). Im Vergleich zum stabförmig fusionierten Rhabdom der Hymenopteren, sind im ringförmig fusionierten Rhabdom von *Psychoda cinerea* die Nachbarschaftsverhältnisse der optisch gekoppelten Rhabdomere weniger innig: Die Fusionsflächen sind kleiner und die relativen Abstände bestimmter Rhabdomere zueinander größer. Inwieweit dadurch die lateralen Filterwirkungen beeinträchtigt werden, kann vorerst nur vermutet werden. Es ist nicht auszuschließen, daß der Wirkungsgrad der lateralen Filter geringer ist als im stabförmig fusionierten System. Möglicherweise ist aber bei sehr kurzen Rhabdomen, wie bei *Psychoda*, kein effektiver Unterschied vorhanden. Die generellen Vorteile fusionierter Rhabdome, bedingt durch laterale Filterung des absorbierten Lichtes, sind hohe absolute Empfindlichkeiten bei gleichzeitig hoher Farbumterscheidung, wenn im Rhabdomer Sehzellen mit verschiedenen spektralen Empfindlichkeiten vereinigt sind (Snyder et al. 1973). Neben der optischen Koppelung ist im fusionierten Rhabdom

auch elektrische Koppelung möglich und von Bedeutung für die gegenseitige Beeinflussung der beteiligten Sehzellen (Shaw 1969, Snyder et al. 1973). Grundsätzlich sind die Winkel, die optisch gekoppelte Rhabdomere zueinander einnehmen, sowie die Dimensionen der Rhabdomerquerschnittsflächen von Bedeutung für die laterale Filterwirkung des in das Rhabdom eintretenden Lichtes. So kann die spektrale Empfindlichkeit der Retinulazellen erhöht, aber auch verschoben werden (Snyder et al. 1973), und in Abhängigkeit von den spektralen Empfindlichkeiten ist eine Beeinflussung der Polarisations sensitivität möglich (Snyder et al. 1973). Damit ist nicht gesagt, inwieweit diese generellen Möglichkeiten von den Rezeptorsystemen der untersuchten Schmetterlingsmücke genutzt werden können. Hiermit soll eine erste funktionelle Deutung möglicher optischer Sinnesleistungen der Psychodiden vorgelegt werden.

2.3. Die Bedeutung der B-Typ-Ommatidien im ventralen Augenbereich

Die mögliche Funktion der einfacher gebauten und hier als ursprünglicher angesehenen Rhabdome des Ommatidientyps B wird verständlich, wenn man ihre Position im Komplexauge, die Lage des Komplexauges im Kopf sowie die Kopfstellung in die Überlegung einbezieht. Abbildung 6 bestätigt die von Jung (1956) beschriebene, leicht hypognathe Kopfhaltung der Psychodiden. Nachdem mit Hilfe der Augenkartierung die B-Typ Ommatidien eindeutig dem ventralen Augenteil zugeordnet werden konnten, wurden in einer EM-Übersicht die

Lagebeziehungen der Rhabdomere und deren Mikrovillistreichrichtungen in Beziehung zur Kopfhaltung gebracht. Wie in den Befunden dargestellt werden konnte, sind alle Rhabdome mit ca. 10 μm extrem kurz und zeigen keine Verdrehungen (Twisten). Somit sind sie zunächst als Polarisationsdetektoren prädestiniert (Snyder 1973). Bei den B-Typ-Ommatidien sind die Mikrovilli der Rhabdomere 1, 2, 5 und 6 annähernd parallel orientiert und stellen durch ihre Fusion einen funktionellen Komplex dar. Dieser Rhabdombereich erinnert teilweise an den Rhabdomaufbau des Larvenauges von *Perga*, das nach Snyder (1973) die Voraussetzung für eine hohe Polarisationssektivität hat, allerdings in Abhängigkeit von den spektralen Empfindlichkeiten der beteiligten Sehzellen (Meyer-Rochow nach Snyder 1973), die von Psychoda nicht bekannt sind. Fest steht, daß die Rhabdomere der Retinulazellen 1, 2, 5 und 6 für eine Vorzugsrichtung von polarisiertem Licht sensitiv sein müssen, eine hohe Polarisationsempfindlichkeit kann aber angenommen werden. In der Übersicht (Abb. 45) ist erkennbar, daß die Rhabdome im Komplexauge gleich orientiert sind und daß bei natürlicher Kopfhaltung der Psychodide die Mikrovillistreichrichtung von vier Rhabdomeren pro Rhabdom lotrecht verläuft (Abb. 45, 48a). Damit sind die entsprechenden Rhabdome vorwiegend für in gleicher Richtung polarisiertes Licht empfindlich (Waterman et al. 1969). Von Wasserflächen reflektiertes Licht ist jedoch weitgehend horizontal polarisiert, also senkrecht zur Mikrovillistreichrichtung der

entsprechenden Rhabdomere. Diese Rhabdomere wirken deshalb als eine Art Filter für Reflexlicht von Wasseroberflächen (Schneider und Langer 1969, Waterman et al. 1969, Trujillo-Cenóz und Bernard 1972). Wie bei *Psychoda* fanden Schneider und Langer (1969) ebenfalls in der ventralen Augenregion des Wasserläufers *Gerris lacustris* Rhabdome mit vertikal orientierten Mikrovilli. Die zugehörigen Sehzellen sind tatsächlich für Licht der erwarteten vertikalen Schwingungsrichtung maximal empfindlich, wie Bohn und Täuber (1971) zeigen konnten. Nach Meinung von Schneider und Langer (1969) können Wasserläufer dadurch besser ins Wasser schauen und zudem Gegenstände unter der Wasseroberfläche besser wahrnehmen, weil von dort kommende Lichtstrahlen beim Austritt aus dem Wasser zu einem gewissen Grad vertikal polarisiert sind. Auch von Dolichopodiden liegen Befunde vor, die ganz ähnlich interpretiert werden (Trujillo-Cenóz und Bernard 1972). Bei den untersuchten Dolichopodiden liegen die Mikrovilli der zentralen Rhabdomere von 7. und 8. Sehzelle spezieller Ommatidien parallel und offenbar ebenfalls in der Lotrechten. Es ist sicher anzunehmen, daß auch Psychodiden, deren Lebensraum in der Nähe ihrer im Wasser lebenden Larven zu suchen ist (Feuerborn 1923, Jung 1956, Wagner 1979) spiegelndes Licht von Wasseroberflächen, nassem Schlamm u.a. mit ihrem ventralen Komplexaugenbereich nur zu einem geringen Teil wahrnehmen und damit auch unbehindert durch Spiegelreflexe ins Wasser schauen können.

2.4. Morphologische Differenzierungen der A- und B-Typ-Ommatidien

Die A-Typ-Ommatidien nehmen im Komplexauge von *Psychoda cinerea* den dorsalen Teil des Auges ein, ausgenommen von vier einzelnen Ommatidien, die direkt am hinteren Augenrand die unteren vier Plätze besetzen und damit im ventralen Augenbereich von B-Typ-Ommatidien umgeben sind. Es erhebt sich die Frage, ob diese vier Ommatidien im ventralen Augenbereich Informationen liefern, die mit denen der B-Typ-Ommatidien verrechnet werden. Es könnte ihnen auch eine spezielle Funktion bei der Flugnavigation mit Hilfe des Himmelslichtes zukommen, denn es ist nicht auszuschließen, daß die in Abbildung 5 gezeigte Kopfhaltung einer Psychodide im Flug eingenommen wird. Dann würden diese A-Typ-Ommatidien auf Grund des überwölbenden Rückenschildes, besser als andere seitlich nach oben schauen, während die A-Typ-Ommatidien der Augenbrücke mehr nach vorn und unten gerichtet sind. Außerdem sind bei natürlicher Kopfhaltung (Abb. 6) diese vier separaten Ommatidien diejenigen des A-Typs, deren optische Achsen am weitesten seitlich nach hinten gerichtet sind. Ihre besondere Lage im Komplexauge weist auf jeden Fall auf eine Aufgabe, die von den B-Typ-Ommatidien vermutlich nicht erfüllt werden kann. Demhingegen könnten die vier separaten A-Typ-Ommatidien die "Anglerbrillenfunktion" der B-Typen ebenfalls erbringen, wenn die zentralen Rhabdomere R7 und R8 parallel gestellt und im Insektenkopf lotrecht orientiert sind, entsprechend den Rhabdomen spezialisierter Ommatidien einiger Dolichopodiden (Trujillo-Cenóz und Bernard 1972).

Parallel gestellte Rhabdomere R7 und R8 weisen bei Psychoda genau die separaten A-Typ Ommatidien im ventralen Augenbereich auf. Zu den bei natürlicher Kopfhaltung vertikal gerichteten Rhabdomeren des B-Typs sind sie jedoch um einen Winkel von ca. 60° verdreht, so daß die zentralen Sehzellen dieser A-Typ-Ommatidien bei einer nicht ausgeschlossenen hypognathen Kopfhaltung ebenfalls mit einem Reflexionsschutz gegen horizontal polarisiertes Licht ausgestattet wären. Es liegen also zwei Ommatidientypen vor (A und B), in denen Schutzfilter gegen Reflexlicht einer bestimmten Schwingungsrichtung entwickelt wurden. Diese Anpassung ist morphologisch in den beiden Ommatidientypen auf unterschiedliche, dem Grundplan des A-Typs bzw. des B-Typs adäquate Weise gelöst. Damit ist aber fast ausgeschlossen, daß sich der B-Typ als Antwort auf die Reizsituation "horizontal polarisiertes Licht" aus dem A-Typ entwickelt haben könnte.

Ebenso wie die Ommatidien des B-Typs, müssen die A-Typen, will man eine funktionelle Deutung versuchen, in interpretierbare funktionelle Teilsysteme zerlegt werden. Bei deren komplizierterem Bau ist das deshalb problematisch, weil die Summe der theoretischen Teilsysteme, soweit diese überhaupt erfaßbar sind, nicht der komplexeren Leistung des gesamten Rhabdoms gerecht werden, sowie die Leistung des gesamten Komplexauges von der Verschaltung der Ommatidien abhängt, die hier gänzlich unbekannt ist, und nicht aus der Summe der Rhabdomleistungen resultiert.

Auch im A-Typ-Ommatidium liegt ein geschlossener Ring von Rhabdomeren vor, die einen gemeinsamen Lichtleiter darstellen, in dem die Rhabdomere eine gegenseitige laterale Filterwirkung aufeinander ausüben. Dem Rhabdomer der 8. Retinulazelle kommt eine besondere Bedeutung zu, da es drei unterschiedliche Positionen einnehmen kann, worauf noch näher eingegangen wird. Die Frage der Verschaltung und gegenseitigen Verrechnung dürfte hier besonders interessant sein.

Das Rhabdomer der 7. Retinulazelle ist im Ommatidium des A-Typs nicht nur für die 8. Retinulazelle von Bedeutung, denn es überdeckt, wenn auch nicht gleichmäßig, das gesamte Rhabdom. Da das Rhabdomer 7 Becherform hat, sind die Mikrovillilagen im Zentrum über der 8. Retinulazelle am zahlreichsten, während in der Peripherie entsprechend weniger zu finden sind und die Rhabdomere 1 - 6 dementsprechend nur wenig überdeckt werden. Eine Filterwirkung im Hinblick auf verbesserte Wellenlängenunterscheidung für alle unter dem Rhabdomer 7 liegende Rhabdomere ist zu erwarten (Waterman 1981). Außerdem ist unter dieser Voraussetzung davon auszugehen, daß die sehr kurze, vorgeschaltete Retinulazelle 7, die Polarisations sensitivität von darunterliegenden Sehzellen, deren Mikrovilli senkrecht zur Retinulazelle 7 stehen, entscheidend verstärkt (Waterman 1981). Die Rhabdomere 7 und 8 sind bei Psychoda zueinander in paralleler als auch in orthogonaler Konstellation zu finden.

Besonders bei orthogonaler Stellung der Rhabdomere wirkt Rhabdomer 7 als Polarisationsfilter auf die darunter liegende Zelle 8. Die entsprechende Verschaltung vorausgesetzt, liegt mit diesem System ein 2-Kanal-Polarisationsanalysator vor (Waterman und Horch 1966, Trujillo-Cenóz und Bernard 1972, Snyder 1973, Gribakin 1975, McIntyre und Snyder 1978, Waterman 1981). Gribakin (1975) gibt zum Beispiel für ein spezielles Modell mit orthogonal gerichteten Mikrovilli der Rhabdomere 7 und 8 den theoretisch ermittelten Verstärkungsfaktor der Polarisationsempfindlichkeit von 5,7 an. Aber auch parallel orientierte Mikrovilli der Rhabdomere 7 und 8 führen zu einem Verstärkungseffekt bei der 8. Retinulazelle, für die Gribakin in seinem Modell den Verstärkungsfaktor 2,3 angibt. Es kann sicher angenommen werden, daß bei Psychoda die zentralen Rhabdomere 7 und 8 der A-Typ-Ommatidien als Polarisationsdetektoren wirken, und vermutlich stellt die wechselnde Position dieses zentralen Systems zu den peripheren Rhabdomeren die Basis eines Mehrkanalsystems für die Wahrnehmung des unterschiedlich gerichteten polarisierten Himmelslichtes dar. So könnten die A-Typ-Ommatidien, deren Rhabdomer der 8. Sehzelle die Position wechselt, indem funktionelle Einheiten zu unterschiedlichen peripheren Rhabdomeren hergestellt werden, die tageszeitlich variierenden Erregungsmuster des Himmelslichtes wahrnehmen, wenn eine entsprechende Verschaltung vorhanden ist. Dazu sind nach Kirschfeld (1972) drei Polarisationsanalysatoren mit unterschiedlichen maximalen Empfindlichkeiten erforderlich. Das würde genau den morpho-

logischen Verhältnissen bei Psychoda entsprechen: Das Rhabdomer der 8. Retinulazelle nimmt drei verschiedene Positionen zu den peripheren Retinulazellen ein.

Das zentrale Rhabdomer des B-Typ-Ommatidiums tritt in zwei verschiedenen Stellungen auf. Auch hier sind auf Rezeptorebene die morphologischen Voraussetzungen für ein Mehrkanalsystem zur Analyse des Himmelslichtes gegeben, wenn nach der Modellvorstellung von Bernard und Wehner (1975) zwei unterschiedliche Polarisationsdetektoren mit einem polarisationsunempfindlichen Rezeptor gekoppelt sind. Als weniger polarisationsempfindlich könnten bei Psychoda cinerea diejenigen Retinulazellen angesehen werden, deren Rhabdomere hohe Divergenzen der Mikrovillistreichrichtungen zeigen. Ein Twisten der Rhabdomere wurde nicht festgestellt. Möglicherweise stellt die hohe Divergenz einiger peripherer Rhabdomere, wie sie beschrieben wurden, ein weiteres Prinzip dar, mit dem Twisteffekte erreicht werden können. Beim Vorhandensein zentraler Polarisationsanalysatoren wäre es als durchaus zweckmäßig anzusehen, wenn die Polarisations sensitivität peripherer Retinulazellen zugunsten einer höheren Lichtabsorption über einen größeren Spektralbereich verringert würde.

Die Analyse der Polarisationsmuster des Himmelslichtes kann generell zur genaueren Flugorientierung als auch zur Regelung tageszeitlich bedingter Aktivitätsrhythmen von Bedeutung sein (v.Frisch 1965, Waterman 1981). Inwieweit dies

für Psychodiden zutrifft, ist schwer abzuschätzen, da über deren Verhalten zu wenige Erkenntnisse vorliegen. Nach Remmert (1969) sollen Aktivitätsperioden auch bei Schmetterlingsmücken zu beobachten sein. Remmert verweist auf die tageszeitliche Koordination von Aktivitätszeit der Schmetterlingsmücken (Arten werden nicht genannt) und dem Öffnen der Kesselfallenblüten des Aronstabes gegen 14⁰⁰ Uhr.

Über Orientierung und Flugverhalten der Psychodiden sind keine Untersuchungen bekannt geworden. Wellington (1974) lieferte einen interessanten Nachweis über Flugorientierung im Zusammenhang mit Aktivitätsphasen bei *Aedes aegypti*. Dies kann als Hinweis angesehen werden, daß die für möglich angenommenen Leistungen der diskutierten Ommatidien erbracht werden könnten, denn wie bereits ausführlich dargestellt, ist zwischen den Ommatidien von *Aedes aegypti* und *Psychoda cinerea* (A-Typ) eine hohe Übereinstimmung festzustellen.

Der bei *Psychoda cinerea* erstmalig beschriebene seitliche Fortsatz im proximalen Teil der 8. Retinulazelle wirft eine weitere Frage auf. Liegt hier eine elektrische Koppelung zum Nachbarommatidium vor? Schließlich fällt auf, daß dieser Fortsatz stets an die 2. Retinulazelle des benachbarten Ommatidiums führt. In Abbildung 80 ist eine hypothetische funktionelle Verbindung auf ommatidionaler Ebene dargestellt, die zunächst morphologisch in dieser Arbeit gezeigt werden kann. Daß dieser möglicherweise funktionell bedingte Fortsatz gleichzeitig ein frühes Entwicklungssta-

dium der peripheren Verlagerung der 8. Retinulazelle in der Evolution zum offenen Rhabdom darstellen könnte, wurde an anderer Stelle bereits diskutiert.

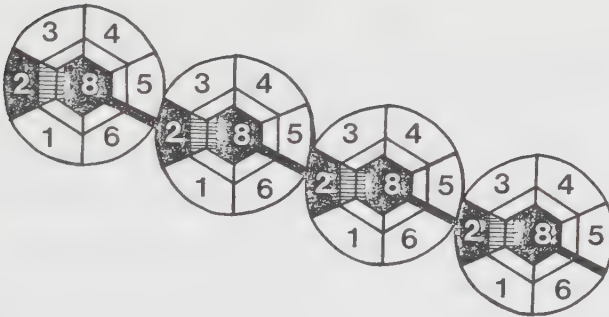


Abb. 80: Der Fortsatz der 8. Retinulazelle führt stets an die 2. Retinulazelle des Nachbarommatidiums.
(Näheres im Text).

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bei *Psychoda cinerea* zwei spezialisierte Regionen des Facettenauges vorliegen. Die komplex gebauten Ommatidien bringen nach vorläufigen Erwägungen die Vorteile fusionierter Systeme, wie Erhöhung der absoluten Empfindlichkeiten und der Farbunterscheidung, mit sich. Die Ommatidien der ventralen Augenregion scheinen im Hinblick auf die Polarisationsempfindlichkeit derart spezialisiert zu sein, daß sie relativ unempfindlich auf

horizontal schwingendes Licht reagieren, wie es vorwiegend an reflektierenden Wasseroberflächen auftritt, während die Ommatidien des dorsalen Augenbereiches Detektorsysteme darstellen könnten, die zur Wahrnehmung der Polarisationsmuster des Himmelslichtes geeignet sind.

3. Subepidermale Ozellen bei Insekten

Nach Hennig (1973) gehören zum Grundplan der Dipteren drei Ozellen, die großen Teilgruppen der Nematoceren fehlen. Daß bisher auch den Psychodiden Ozellen abgesprochen wurden (Meigen 1818, Jung 1956, Brohmer 1971, Hennig 1973, Vaillant 1971-1981), mag auf Grund ihrer verborgenen Lage im Inneren der Kopfkapsel nicht verwundern. Es muß vorerst offen bleiben, inwieweit auch andere Insektengruppen, denen offensichtlich äußere Ozellen fehlen, stattdessen mit einem inneren Ozellarsystem ausgestattet sind. Immerhin sind aus der Literatur einige wenige Insektenarten bekannt, bei denen subepidermale Ozellen gefunden wurden (Caesar 1913, Brousse-Gaury 1968, Eaton 1971, Paulus 1972). Ihnen gemeinsam ist das Fehlen eines dioptrischen Apparates; für den Lichteintritt sind keine speziell differenzierten Strukturen vorhanden. Das Licht dringt durch die durchscheinende Kutikularmembran und die darunterliegenden organellenarmen Hypodermiszellen. Liegen die Ozellen unter sklerotisierten Kutikulabereichen, ist die Kutikula an diesen Stellen bestenfalls unterbrochen oder etwas dünner, wie bei den Ameisenarten *Lasius fuliginosus* bzw. *Lasius flavus*

(Caesar 1913). Subepidermale Ozellen können direkt unter dem Integument aber auch weiter subepithelial lokalisiert sein. Ihre Lage im Dorsalbereich der Kopfkapsel macht es wahrscheinlich, daß sie im Prinzip Licht von vorn und der Seite erhalten, so wie es von externen Ozellen angenommen wird. Die Ozellen von *Psychoda* unterscheiden sich von den bisher bekannten subepidermalen Ozellen in mehrfacher Hinsicht. Zum einen haben sie keinen direkten Kontakt zum Integument, ihre Lage an der Innenseite der Komplexaugen ist bisher einmalig. Zum anderen ist bis jetzt kein weiteres Insekt bekannt, dessen Ozellen Licht von der Kopfunterseite erhalten. Bei einigen Heteropteren liegen die externen Ozellen hinter den Komplexaugen, so daß sie je nach Kopfhaltung Licht von dorsolateral als auch von hinten erhalten können (Goodman 1980). Bei natürlicher Kopfhaltung von *Psychoda* fällt Licht von hinten durch die Kutikulamembran der Kopfunterseite in den Hämolympdraum. Dieser ungewöhnliche Lichtweg wurde bisher bei Insekten noch nicht beobachtet, ähnliche Verhältnisse sind jedoch von Arachniden bekannt. Wachmann et al. (1974) beschrieben zwischen Cornea und Rhabdom in den Medianaugen einer Milbe einen breiten Hämolympdraum. Den Sehzellen dieser Augen wurde eine hohe Stoffwechselaktivität zugesprochen (Wachmann et al. 1975). Auch die *Psychoda*ozellen scheinen als Lichtsinnesorgane funktionsfähig zu sein, die zahlreichen Organellen im Zytoplasma der Sinneszellen sprechen dafür.

Die außergewöhnliche Lage der Ozellen I und II veranlassen zu der Frage, ob es sich bei diesen Ozellen tatsächlich um das dorsale Ozellensystem, wie es von den meisten Insektengruppen bekannt ist, handelt. Das Vorhandensein von vier Ozellen entspricht zwar nicht dem Grundplan mit zwei Scheitelozellen und einem Medianozellus, kann jedoch einerseits als primitives Merkmal angesehen werden, andererseits als eine sekundäre Trennung des Medianozellus in zwei Teile, aus denen ja der Medianozellus zusammengesetzt ist. Die Fusion zweier ursprünglich getrennter Ozellen zum Medianozellus gilt als gesichert, da bei unterschiedlichen Insektengruppen die Trennung in Teilbereichen, je nach Gruppe auf verschiedenen Strukturebenen von Cornealinse bis zur Innervierung, noch erhalten ist (Caesar 1913, Wheeler 1936, Weber 1948, Ruck und Edwards 1964, Sontag 1971, Paulus 1972). Nach Paulus (1973) sind die Collembolen die einzigen Insekten mit paarigem Medianozellus. Brousse-Gaury (1968) fand jedoch bei drei Schabenarten subepidermale Ozellen mit eigener Innervierung an den Innenseiten der lateralen Scheitelozellen; sie wurden als reduziert angesehen. Diese "Paraozellen" hielt Brousse-Gaury für homolog zu den beiden Anteilen des Medianozellus. Auch für Psychoda kann, solange die Innervation nicht genauer bekannt ist, vorerst nur angenommen werden, daß es sich bei den Ozellen II um den noch oder wieder getrennten Medianozellus handelt, während die Ozellen I den lateralen Scheitelozellen entsprechen dürften. Wahrscheinlich stellen die Ozellen von

Psychoda funktionstüchtige aber primitive Lichtsinnesorgane dar, denn eine geringe Anzahl von Sinneszellen und lange Ozellaraxone, die unverschaltet ins Protocerebrum ziehen, sind auch typisch für Collembolenozellen und die homologisierbaren Ozellen der Crustaceen (Paulus 1972 und 1973).

V. Zusammenfassung

Die Komplexaugen von *Psychoda cinerea* BANKS wurden raster- und elektronenmikroskopisch untersucht. Mikrovillistreichrichtungen, Zell- und Rhabdomer-Querschnittsflächen sowie Anzahl und Durchmesser von Schnittscheiben der Pigmentgranula wurden morphometrisch ermittelt.

Jedes Ommatidium besteht aus Cornealinse, 2 Hauptpigmentzellen, 12-16 Nebepigmentzellen und 8 Retinulazellen. Die Ommatidien durchsetzen die Basalmembran. Sie treten in zwei grundsätzlich verschiedenen Bautypen auf (A- und B-Typ).

Die A-Typ-Ommatidien stimmen in ihrem Grundplan weitgehend mit bekannten Dipterenommatidien überein, ausgenommen die ringförmige Fusion der Rhabdomere über die gesamte Rhabdomlänge, die nur von einer weiteren Art bekannt ist.

Im B-Typ-Ommatidium befinden sich 7. und 8. Retinulazelle nicht in der für Dipteren typischen Tandemposition, alle Sehzellen und deren Rhabdomere sind gleich lang. Möglicherweise liegt damit das vergleichsweise primitivste bis jetzt bekannte Dipterenommatidium vor. Eine hypothetische Entwicklungsreihe vom ringförmig geschlossenen zum offenen Rhabdom, beginnend mit dem bei *Psychoda* gefundenen B-Typ-Ommatidium, wird diskutiert.

Als weitere, bisher von anderen Insektenaugen nicht bekannte Besonderheiten, wurde bei *Psychoda* ein zusätzlicher lateraler Fortsatz der 8. Retinulazelle festgestellt, sowie eine durchgehende Verbindung zweier Semperzellausläufer im proximalen Rhabdombereich. Beide Strukturen werden im Zusammenhang mit der auch bei *Psychoda* beobachteten Retinomotorik gesehen. Eine Funktionshypothese der longitudinalen Rhabdomverschiebung wird diskutiert. Weiter könnte der Fortsatz der 8. Sehzelle in beiden Ommatidientypen die morphologische Voraussetzung einer interommatidialen Verbindung darstellen.

Neben der Rhabdomverschiebung wurde eine Volumenänderung des Rhabdoms als Adaptationseffekt beobachtet. Pigmentwanderungen, bisher von akonen Insektenaugen unbekannt, sind bei *Psychoda* mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen.

Eine Verdrillung der extrem kurzen Rhabdomere konnte nicht beobachtet werden. Möglicherweise wird durch die hohe Mikrovillidivergenz mancher Rhabdomere ein Twisteffekt erzielt.

Beide Ommatidientypen treten in Variationen auf, indem unterschiedliche Fusionssysteme zwischen dem Rhabdomer der zentralen Sehzelle und den Rhabdomeren peripherer Sehzellen vorliegen. Funktionelle Aspekte dieser Fusionssysteme und die Bedeutung der Ommatidientypen werden diskutiert.

Zur Herstellung einer kompletten Augenkarte wurden die Ommatidientypen A und B im gesamten Komplexauge identifiziert und koordinatenmäßig erfaßt.

An der Innenseite jedes Komplexauges wurden erstmalig je zwei sich wesentlich unterscheidende Ozellen nachgewiesen. Diese internen Ozellen (I und II) erhalten ihre Lichtreize über einen Hämolympхраum durch die Kutikulamembran an der Kopfunterseite.

Literaturverzeichnis

- Altner I., Burkhardt D.: Fine structure of the ommatidia on the occurrence of rhabdomeric twist in the dorsal eye of male *Bibio marci* (Diptera, Nematocera, Bibionidae). *Cell Tiss. Res.* 215: 607-623 (1981).
- Autrum H.: Light and dark adaptation in invertebrates. In: *Handbook of Sensory Physiology* (H. Autrum, ed.), Vol. VII/6C, 1-91. Springer, Berlin-Heidelberg-New York (1980).
- Autrum H., Stumpf H.: Das Bienenauge als Analysator für polarisiertes Licht. *Z. Naturforsch.* 5 b: 116-122 (1950).
- Barra I.A.: Les photorécepteurs des collembolés, étude ultrastructurale. I. L'appareil dioptrique. *Z. Zellforsch.* 117: 322-353 (1971).
- Bernard G.D., Wehner R.: Dichroism, birefringence and structural twist in polarized-light detectors of insects. *Biol. Bull.* 149: 421 (1975).
- Bernhard C.G., Gemme G., Sällström J.: Comparative ultrastructure of corneal surface topography in insect with aspects on phylogenesis and function. *Z. vergl. Physiol.* 67: 1-25 (1970).
- Bernhard C.G., Miller W.H.: A corneal nipple pattern in insect compound eyes. *Acta physiol. scand.* 56: 385-386 (1962).
- Bernhard C.G., Miller W.H., Møller A.R.: The insect corneal nipple array. *Acta physiol. scand.* 63: 1-79 (1965).
- Bohn H., Täuber U.: Beziehungen zwischen der Wirkung polarisierten Lichtes auf das Elektroretinogramm und der Ultrastruktur des Auges von *Gerris lacustris* L. *Z. vergl. Physiol.* 72: 32-53 (1971).

- Boschek C.B.: On the fine structure of the peripheral retina and lamina ganglionaris of the fly *Musca domestica*. Z. Zellforsch. 118: 369-409 (1971).
- Brammer J.D.: The ultrastructure of the compound eye of a Mosquito *Aedes aegypti* L. J. Exp. Zool. 175: 181-196 (1970).
- Brammer J.D., Clarin B.: Changes in volume of the rhabdom in the compound eye of *Aedes aegypti* L. J. Exp. Zool. 195: 33-40 (1976).
- Brohmer P.: Fauna von Deutschland. Quelle + Meyer Verlag, Heidelberg, 11. verbesserte Auflage (1971).
- Brousse-Gaury P.: Les organes para-ocellaires des Blattes; point de départ de réflexes neuro-endodrinien. C.R. Acad. Sci. (Paris) 267: 649-650 (1968).
- Caesar C.J.: Die Stirnagen der Ameisen. Zool. Jb. Anat. 35: 161-242 (1913).
- Chi C., Carlson S.D., St. Marie R.L.: Membrane specializations in the peripheral retina of the housefly *Musca domestica*. Cell Tiss. Res. 198: 501-520 (1979).
- Clements A.N.: The Physiology of Mosquitoes. Pergamon Press, New York (1963).
- Colles D.H., McAlpine D.K.: Diptera in Waterhouse et alii: The insects of Australia. Melbourne (1970).
- Danneel R., Zeuttschel B.: Über den Feinbau der Retinula bei *Drosophila melanogaster*. Z. Naturforschg. 12 b: 580-583 (1957).
- Dietrich W.: Die Facettenaugen der Dipteren. Z. wiss. Zool. 92: 465-539 (1909).

- Dolley W.L., Hartwell M.A.: The relative sensitivity to light of ommatidia in various parts of the compound eye of the drone fly, *Eristalis tenax*. *Anat. Rec., Philadelphia*, 67, Suppl.: 53 (1936).
- Eaton J.L.: Insect photoreceptor: An internal ocellus is present in Sphinx Moths. *Science* 173: 822-823 (1971).
- Exner S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien: F. Deuticke (1891).
- Fernández-Morán H.: Fine structure of the insect retinula as revealed by electron microscopy. *Nature (Lond.)* 177: 742-743 (1956).
- Feuerborn H.J.: Die Larven der Psychodiden oder Schmetterlingsmücken. Ein Beitrag zur Biologie des Feuchten. *Verh. int. Ver. Limnol., Kiel* 1: 181-213 (1923).
- Fischer A., Horstmann G.: Der Feinbau des Auges der Mehlmotte, *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera, Pyralidae). *Z. Zellforsch.* 116: 275-304 (1971).
- Franceschini N., Hardie R., Ribi W., Kirschfeld K.: Sexual dimorphism in a photoreceptor. *Nature* 291: 241-244 (1981).
- Frisch v. K.: Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren. *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. in Freiburg, Berlin* (1914).
- Frisch v. K.: Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. *Experientia (Basel)* 5: 142-148 (1949).
- Frisch v. K.: *Tanzsprache und Orientierung der Bienen.* Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1965).
- Gemne G.: Ultrastructural ontogenesis of cornea and corneal nipples in the compound eye of insects. *Acta physiol. scand.* 66: 511-512 (1966).

- Gemperlein R.: Grundlagen zur genauen Beschreibung von Komplexaugen. *Z. vergl. Physiol.* 65: 428-444 (1969).
- Glauert A.M.: Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. *Practical Methods in Electron Microscopy*. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam - Oxford (1975).
- Goldsmith T.H.: Fine structure of the retinulae in the compound eye of the honey-bee. *J. Cell. Biol.* 14: 489-494 (1962).
- Goldsmith T.H., Bernard G.D.: The visual system of insects. In: *The Physiology of Insects* (M. Rockstein, ed.), Vol. II: 165-272. Academic Press, New York-London (1974).
- Goodman L.J.: Organisation and physiology of the insect dorsal ocellar system. In: *Handbook of Sensory Physiology*. (H. Autrum, ed.), Vol. VII/6 C, 201-286. Springer, Berlin - Heidelberg - New York (1980).
- Grenacher G.H.: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen: Vandenhoeck u. Ruprecht (1879).
- Gribakin F.G.: Functional morphology of the compound eye of the bee. In: *The compound eye and vision of Insects*. (G.A. Horridge, ed.) 154-176. Clarendon Press, Oxford (1975).
- Hamdorf K., Höglund G., Schlecht P.: Ion gradient and photoreceptor sensitivity. *J. Comp. Physiol.* 125: 237-252 (1978).
- Hennig W.: Insektenfossilien aus der unteren Kreide IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* Nr. 241: 1-69 (1972).

- Hennig W.: *Diptera (Zweiflügler)*. In: *Handbuch der Zoologie* (J.-G. Helmcke, D. Starck, H. Wermuth, eds.), IV. Band *Arthropoda*, 2. Hälfte: *Insecta*, 2. Teil: *Spezielles*, 31: 1-200. Walter de Gruyter, Berlin - New York (1973).
- Hesse R.: *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen*. *Z. wiss. Zool.* 70: 347-473 (1901).
- Horridge G.A.: *The retina of the locust: In: The functional organization of the compound eye* (C.G. Bernhard, ed.), 513-541. Pergamon Press, London (1966).
- Jung H.F.: *Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der europäischen Psychodiden (Diptera)*. *D. ent. Z., N.F.* 3: 97-258 (1956).
- Karnovsky M.: *A formaldehyd-glutaraldehyd fixative of high osmolarity for use in electron microscopy*. *J. Cell Biol.* 27: 137-138 A (1965).
- Kirschfeld K.: *Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von Musca*. *Exp. Brain Res.* 3: 248-270 (1967).
- Kirschfeld K.: *Aufnahme und Verarbeitung optischer Daten im Komplexauge von Insekten*. *Verhandlungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte*. 58. Jg., Heft 4: 201-209 (1971).
- Kirschfeld K.: *Die notwendige Anzahl von Rezeptoren zur Bestimmung der Richtung des elektrischen Vektors linear polarisierten Lichtes*. *Z. Naturforsch.* 27 b: 578-579 (1972).
- Kirschfeld K.: *Das neurale Superpositionsauge*. *Fortschr. Zool.* 21: 229-257 (1973).

- Kirschfeld K., Feiler R., Franceschini N.: A photostable pigment within the rhabdomere of fly photoreceptors No. 7. J. Comp. Physiol. 125: 275-284x (1978).
- Kirschfeld K., Franceschini N.: Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von Musca. Kybernetik 5: 47-52 (1968).
- Kolb G.: The structure of the eye of *Pieris brassicae*. Zoomorphologie 87: 123-146 (1977).
- Kolb G., Autrum H.: Die Feinstruktur im Auge der Biene bei Hell- und Dunkeladaptation. J. comp. Physiol. 77: 113-125 (1972).
- Lillywhite P.G.: The insect's compound eye. Trends in Neurosciences. 3: 169-173 (1980).
- Locke M.: The structure and formation of the integument in insects. In: The physiology of insects. (M. Rockstein ed.), Vol. 3: 379-470. Academic Press, New York (1964).
- Lüdtke H.: Retinomotorik und Adaptationsvorgänge im Auge des Rückenschwimmers (*Notonecta glauca* L.). Z. vergl. Physiol. 35: 129-152 (1953).
- McIntyre P., Snyder A.W.: Light propagation in twisted anisotropic media: Application to photoreceptors. J. Opt. Soc. Am. 68: 149-157 (1978).
- Meigen J.W.: Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 1. Teil, Aachen, bei Friedrich Wilhelm Forstmann (1818).
- Meigen J.W.: Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. 6. Teil, Hamm, Schulzische Buchhandlung (1830).
- Menzel R.: Feinstruktur des Komplexauges der Roten Waldameise, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). Z. Zellforsch. 127: 356-373 (1972).

- Menzel R., Blakers M.: Functional organisation of an insect ommatidium with fused rhabdom. *Cytobiology* 11: 279-298 (1975).
- Menzel R., Moch K., Wladarz G., Lindauer M.: Tagesperiodische Ablagerungen in der Endokutikula der Honigbiene. *Biol. Zbl.* 88: 61-67 (1969).
- Meyer-Rochow V.B., Horridge G.A.: The eye of *Anoplognathus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Proc. Roy Soc. London B* 188: 1-30 (1975).
- Meyer-Rochow V.B., Waldvogel H.: Visual behaviour and the structure of dark- and light - adapted larval and adult eyes of the New Zealand glowworm *Arachnocampa luminosa* (Mycetophilidae: Diptera). *J. Insect Physiol.* 25: 601-613 (1979).
- Miller W.H., Bernhard G.D., Allen J.L.: The optics of insect compound eyes. *Science* 162: 760-767 (1968).
- Neville A.C.: Daily growth layers in animals and plants. *Biol. Rev.* 42: 421-441 (1967).
- Odselius R., Elofsson R.: The basement membrane of the insect and crustacean compound eye: Definition, fine structure, and comparative morphology. *Cell Tissue Res.* 216: 205-214 (1981).
- Paulus H.F.: Die Feinstruktur der Stirnagen einiger Collembolen (Insecta, Entognatha) und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Insekten. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 10: 81-122 (1972).
- Paulus H.F.: Die Feinstruktur der Stirnagen einiger Collembolen (Insecta, Entognatha) und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Mandibulaten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 66: 56-60 (1973).

- Perrelet A.: The fine structure of the retina of the honey bee drone. *Z. Zellforsch.* 108: 530-562 (1970).
- Phillips E.F.: Structure and development of the compound eye of the honey bee. *Proc. Acad. Natur. Sci. (Philadelphia)* 57: 123-157 (1905).
- Räber F.W.: Retinatopographie und Sehfeldtopologie des Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera) und einiger verwandten Formiciden-Arten. Dissertation, Universität Zürich (1979).
- Reichardt W.E.: Insect eye as a model for analysis of uptake, transduction, and processing of optical data in the nervous system. In: *The Neurosciences, Second study program* (F.O. Schmitt ed.), 494-511. The Rockefeller University Press, New York (1970).
- Remmert H.: Tageszeitliche Verzahnung der Aktivität verschiedener Organismen. *Oecologia (Berl.)* 3: 214-226 (1969).
- Ribi W.A.: A Golgi-electron microscope method for insect nervous tissue. *Stain Technol.* 51: 13-16 (1976).
- Ribi W.A.: A unique hymenopteran compound eye. The retina fine structure of the digger wasp *Sphex cognatus* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). *Zool. Jb. Anat.* 100:299-342 (1978).
- Ribi W.A.: Do the rhabdomeric structures in bees and flies really twist? *J. Comp. Physiol.* 134: 109-112 (1979).
- Ruck P., Edwards G.A.: The structure of the insect dorsal ocellus. I. General organisation of the ocellus in Dragonflies. *J. Morphol.* 115: 1-26 (1964).
- Schneider L., Langer H.: Die Struktur des Rhabdoms im "Doppelauge" des Wasserläufers *Gerris lacustris*. *Z. Zellforsch.* 99: 528-559 (1969).

- Seitz G.: Nachweis einer Pupillenreaktion im Auge der Schmeißfliege. Z. vergl. Physiol. 69: 169-185 (1970).
- Seitz G.: Bau und Funktion des Komplexauges der Schmeißfliege. Naturwissenschaften 5: 258-265 (1971).
- Shaw S.R.: Interreceptor coupling in ommatidia of drone honey bee and locust compound eyes. Vision Res. 9: 999-1029 (1969).
- Shaw S.R.: The extracellular space and blood-eye barrier in an insect retina: An ultrastructural study. Cell Tiss. Res. 188: 35-61 (1978).
- Skrzipek K.-H., Skrzipek H.: Die Morphologie der Bienenretina (*Apis mellifica* L. ♀) in elektronenmikroskopischer und lichtmikroskopischer Sicht. Z. Zellforsch., 119: 552-576 (1971).
- Smola U.: Voltage noise in insect visual cells. In: Neural Principles in Vision. (F. Zettler, R. Weiler eds.), 194-213. Springer, Berlin - Heidelberg - New York (1976).
- Smola U.: Das "Twisten" der Rhabdomere der Sehzellen im Auge von *Calliphora erythrocephala*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 70: 234 (1977).
- Smola U., Meffert P.: The spectral sensitivity of the visual cells R7 and R8 in the eye of the blowfly *Calliphora erythrocephala*. J. Comp. Physiol. 133: 41-52 (1979).
- Smola U., Tscharrntke H.: Twisted rhabdomeres in the dipteran eye. J. comp. Physiol. 133: 291-297 (1979).
- Smola U., Wunderer H.: Fly rhabdomeres twist in vivo. J. comp. Physiol. 142: 43-49 (1981a).

- Smola U., Wunderer H.: Funktionsmorphologische Unterschiede der zentralen Sehzellen R7/8 in verschiedenen Augenbereichen bei *Calliphora erythrocephala*. Verh. Dtsch. Zool. Ges., im Druck (1981b).
- Smola U., Wunderer H.: Twisting of blow fly (*Calliphora erythrocephala* Meigen) (Diptera, Calliphoridae) rhabdomeres: An in vivo feature unaffected by preparation or fixation. Int. J. Insect Morphol. and Embryol. (1981c).
- Snyder A.W.: Polarization sensitivity of individual retinula cells. J. comp. Physiol. 83: 331-360 (1973).
- Snyder A.W., Menzel R., Laughlin S.B.: Structure and function of the fused rhabdom. J. comp. Physiol. 87: 99-135 (1973).
- Snyder A.W., Miller W.: Fly colour vision. Vision Res. 12: 1389-1396 (1972).
- Sommer E.W.: Untersuchungen zur topographischen Anatomie der Retina und zur Sehfeldtopologie im Auge der Honigbiene *Apis mellifera* (Hymenoptera). Dissertation, Philosophische Fakultät II der Universität Zürich (1979).
- Sontag C.: Spectral sensitivity studies on the visual system of the praying mantis, *Tenodera sinensis*. J. gen. Physiol. 75: 93-112 (1971).
- Spurr A.R.: A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26: 31-43 (1969).
- Terzakis J.A.: Substructure in an epithelial basal lamina (basement membrane). J. cell Biol. 35: 273-278 (1967).
- Thaete, L.G.: Lead and uranium stain artefacts in electron microscopy: a technique for minimizing their occurrence. Journal of Microscopy 115: 195-201 (1979).

- Trujillo-Cenóz O.: The structural organization of the compound eye in insects. In: Handbook of Sensory Physiology. (H. Autrum et al. eds.), 7/2: 5-62. Springer, Berlin - Heidelberg - New York (1972).
- Trujillo-Cenóz O., Bernard G.D.: Some aspects of the retinal organization of *Sympycnus lineatus* Loew (Diptera, Dolichopodidae). J. Ultrastruct. Res. 38: 149-160 (1972).
- Trujillo-Cenóz O., Melamed J.: Electron microscope observations on the peripheral and intermediate retinas of dipterans. In: The functional organization of the compound eye. (C.G. Bernhard, ed.), 339-361, Pergamon Press, London (1966).
- Trujillo-Cenóz O., Melamed J.: Development of photoreceptor patterns in the compound eyes of Muscoid flies. J. Ultrastruct. Res. 64: 46-62 (1978).
- Tuurala O.: Bau und photomechanische Erscheinungen im Auge einiger Chironomiden (Dipt.). Ann. Ent. fenn 29: 209-217 (1963).
- Vaillant F.: Psychodidae, Psychodinae. In: E. Lindner: "Die Fliegen der palaearktischen Region". Band 3, 9 d (1971-1981).
- Varela F.G., Porter K.R.: Fine structure of the visual system of the honey-bee (*Apis mellifera*). I. The retina. J. Ultrastruct. Res. 29: 236-259 (1969).
- Venable J.H., Coggeshall R.: A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. J. Cell Biol. 25: 407-408 (1965).
- Wachmann E.: Feinstruktur der Lateralaugen einer räuberischen Milbe (*Microcaeculus*) (Acari: Prostigmata: Caeculidae). Entomologica Germanica I: 300-307 (1975).

- Wachmann E.: Vergleichende Analyse der finstrukturellen Organisation offener Rhabdome in den Augen der Cucujiformia (Insecta, Coleoptera), unter besonderer Berücksichtigung der Chrysomelidae. Zoomorphologie 88: 95-131 (1977).
- Wachmann E.: Untersuchungen zur Feinstruktur der Augen von Bockkäfern (Coleoptera, Cerambycidae). Zoomorphologie 92: 19-48 (1979).
- Wachmann E., Haupt J., Richter S., Coineau Y.: Die Medianaugen von Microcaeculus (Acari, Prostigmata, Caeculidae). Z. Morph. Tiere 79: 199-213 (1974).
- Wachmann E., Richter S., Schricker B.: Feinstrukturen im Komplexauge der Blattschneiderbiene Megachile rotundata (F.) (Hymenoptera, Apidae). Z. Morph. Tiere 76: 109-128 (1973).
- Wada S.: Spezielle randzonale Ommatidien der Fliegen: Architektur und Verteilung in dem Komplexaugen. Z. Morph. Tiere 77: 87-125 (1974).
- Waddington C.H., Perry M.M.: The ultrastructure of the developing eye of Drosophila. Proc. Roy. Soc. B, 153: 155-178 (1960).
- Wagner R.: Neue europäische Psychodiden (Diptera: Psychodidae). Senckenbergiana biol. 58: 157-170 (1978a).
- Wagner R.: Psychodiden (Dipt.) als Gewässerindikatoren. Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. 1: 67-71 (1978b).
- Wagner R.: Psychodidenstudien im Schlitzerland. Schlitzer Produktionsbiologische Studien (26). Arch. Hydrobiol. 57: 38-88 (1979).
- Walcott B.: Anatomical changes during lightadaptation in insect compound eyes. In: The compound eye and vision of insects. (G.A. Horridge, ed.), 20-33. Clarendon Press, Oxford (1975).

- Waterman T.H.: Polarization Sensitivity. In: Handbook of Sensory Physiology (H. Autrum, ed.), Vol. VI/6 B, 281-469. Springer, Berlin - Heidelberg - New York (1981).
- Waterman T.H., Fernandez H.R., Goldsmith T.H.: Dichroism of photosensitive pigments in rhabdoms of the crayfish *Orconectes*. J. gen. Physiol. 54: 415-432 (1969).
- Waterman T.H., Horch H.W.: Mechanism of polarized light perception. Science 154: 467-475 (1966).
- Weber H.: Grundriß der Insektenkunde. 5. Auflage, neu bearbeitet von H. Weidner, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York (1974).
- Weber N.A.: Binary anterior ocelli in ants. Biol. Bull. 93: 112-113 (1948).
- Wehner R.: Structure and function of the peripheral visual pathway in Hymenopterans. In: Neural Principles in Vision (F. Zettler, R. Weiler eds.), 280-337. Springer. Berlin - Heidelberg - New York (1976).
- Wehner R., Bernard G.D., Geiger E.: Twisted and nontwisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. J. Comp. Physiol. 104: 225-245 (1975).
- Wellington W.G.: Changes in mosquito flight associated with natural changes in polarized light. Can. Entomol. 106: 941-948 (1974).
- Wheeler W.M.: Binary anterior ocelli in ants. Biol. Bull. 70: 185-192 (1936).
- Williams D.S.: Organisation of the compound eye of a Tipulid fly during the day and night. Zoomorphology 95: 85-104 (1980).

- Williams D.S.: Twisted rhabdomeres in the compound eye of a Tipulid fly (Diptera). Cell Tissue Res. 217: 625-632 (1981).
- Williams D.S., Blest A.D.: Extracellular shedding of photoreceptor membrane in the open rhabdom of a Tipulid fly. Cell Tiss. Res. 205: 423-438 (1980).
- Winfrey A.T.: Arthropod Cuticle. In: The Geometry of Biological Time. Springer, Berlin - Heidelberg - New York (1979).
- Wunderer H.: Feinstrukturelle Untersuchungen zur funktionsmorphologischen Differenzierung der Sehzellen im Auge der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* (Diptera: Calliphoridae). Dissertation, Fakultät für Biologie der Universität München (1981).
- Zeil J.: A new kind of neural superposition eye: The compound eye of male Bibionidae. Nature 278: 249-250 (1979).

Lebenslauf

22.10.1941	Geboren in Chemnitz
1948 - 1956	Grundschule in Frankenberg und Freiberg (Sachsen)
1956 - 1958	Mittelschule in Freiberg
1958 - 1961	Berufsausbildung als Landvermesser
1961	wegen "versuchter Republikflucht" zu 10 Monaten Gefängnis verurteilt
1962 - 1964	Berufstätigkeit als Vermesser in einem geologischen Erkundungsbetrieb
1964	Studienbeginn an der Bergakademie Freiberg
1965	Flucht in die Bundesrepublik Deutschland
1965 - 1970	verschiedene Tätigkeiten (im erlernten Beruf keine Arbeitsmöglichkeit)
1970	Begabtenabitur am Bayerischen Kultusministerium
1970	Studienbeginn an der Universität München im Fach Biologie
1975	Diplomprüfung in Biologie (Zoologie / Botanik / Genetik / Anthropologie)
1976	(März) Abschluß der Diplomarbeit
1.4.76 - 31.3.81	Tätigkeit als "Verwalter d. Dienstgeschäfte eines wissenschaftlichen Assistenten" an der Anatomischen Anstalt, Histologie, der Universität München
1978	(Juni) Beginn der Promotion bei Prof. Dr. Smola am Zoologischen Institut der Universität München
	Verheiratet seit 1977 mit Angelika Seifert, zwei Kinder.



